MBL/WHOI
0 0301 0028910 4

360
D6
1916
c.

# LEHRBUCH
DER
# PROTOZOENKUNDE

EINE DARSTELLUNG
DER NATURGESCHICHTE DER PROTOZOEN
MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER
PARASITISCHEN UND PATHOGENEN FORMEN

VON

DR. F. DOFLEIN
O. PROFESSOR DER ZOOLOGIE A. D. UNIVERSITÄT FREIBURG I/BR.

**VIERTE STARK VERMEHRTE AUFLAGE**

MIT 1198 ABBILDUNGEN IM TEXT

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY
WOODS HOLE
LIBRARY
MASS.

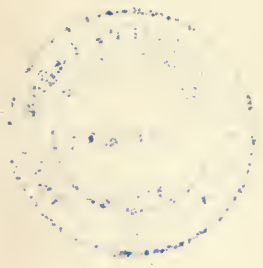
JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1916

WOODS HOLE
MASS.

ALLE RECHTE VORBEHALTEN

COPYRIGHT 1916
BY GUSTAV FISCHER, PUBLISHER, JENA

Z. XI.



MEINEM LIEBEN LEHRER UND FREUND

# RICHARD HERTWIG

IN VEREHRUNG UND DANKBARKEIT

GEWIDMET

# Vorwort zur vierten Auflage.

Kurz vor Ausbruch des großen Krieges teilte mein Verleger mir mit, daß die dritte Auflage meines Lehrbuchs der Protozoenkunde vollkommen vergriffen sei. Die ersten Kriegsmonate ließen mich nicht an die Neubearbeitung kommen; dann habe ich aber fast zwei Jahre angestrengtester Arbeit auf das neue Buch verwandt, während der Krieg vor der Grenze unseres Gaues tobte.

Wer die neue Auflage mit Aufmerksamkeit prüft, wird erkennen, daß aus ihr tatsächlich ein neues Buch geworden ist. Die dritte Auflage entstand in einer Uebergangsperiode der Protozoenkunde und spiegelte diese wieder. Sie ist jetzt überwunden und vieles hat sich geklärt, über das damals noch kein entscheidendes Urteil möglich war.

Der Kriegszustand brachte mancherlei Schwierigkeiten für die Bearbeitung. So konnte ich die Literatur des feindlichen Auslands nicht vollständig berücksichtigen. Auch war es hier, in der kleineren Stadt Freiburg i. Br., für mich schwieriger, mir alle Literatur zu verschaffen als bei den früheren Auflagen in der großen Stadt München. Manche Angaben der neuesten Zeit habe ich absichtlich nicht erwähnt, so die über Protozoen als Erreger der Maul- und Klauenseuche (Stauffacher) und die vielfältigen Meinungen über Erreger des Flecktyphus. In keinem dieser Fälle ist die tierische Natur der angeblichen Erreger ganz wahrscheinlich gemacht, und vor allem liegen keine Angaben vor, welche ihre Einordnung in das System der Protozoen möglich machen würden.

Ich hoffe, daß mein Werk trotzdem keine wesentlichen Lücken aufweisen wird. Ich legte bei dieser neuen Auflage den Hauptwert auf die geistige Durcharbeitung des ungeheuren Stoffes. Wie der letztere sich vermehrt hat, beweist der angewachsene Umfang des Bandes und die um 250 erhöhte Anzahl der Abbildungen.

Welche Fortschritte in den letzten 5 Jahren gemacht worden sind, zeigt schon ein Blick auf das neue angewandte System. Bei den Mastigophoren, den Rhizopoden, den Sporozoen haben sich neue Gruppierungen durchführen lassen, welche gegenüber den früheren den Vorzug der größeren Uebersichtlichkeit und sicheren Begründung haben. Viele dieser neuen Anordnungen beruhen auf eigenen Forschungen, welche zum Teil noch nicht veröffentlicht worden sind. Wie weit meine eigenen Forschungen mir ein Urteil über die erörterten Fragen

erlauben, davon mögen die zahlreichen Originalabbildungen aus den unveröffentlichten Untersuchungen ein Anzeichen sein, welche sich in den meisten Kapiteln des Werkes finden.

Das Buch in seiner neuen Form berücksichtigt noch mehr als die letzten Auflagen die Aufgabe, einen Ueberblick über das ganze Reich der Protozoen und die sie beherrschenden Gesetzmäßigkeiten zu geben. Darüber habe ich aber die Vollständigkeit in der Darstellung der pathogenen und parasitischen Formen nicht Schaden leiden lassen.

Im allgemeinen Teil des Buches finden sich neue Darstellungen in den Kapiteln über das Protoplasma und über die Kerne. Letztere werden allmählich verständlicher, wobei aber die Klarheit mehr gegen die Gedankengänge der Hartmannschen Schule als in ihrem Gefolge sich durchringt. Neue Gesichtspunkte und Tatsachen finden sich in den Kapiteln über Fortpflanzung und Vererbung, viel Neues in den Abschnitten über Infusionen und Kulturen.

Im speziellen Teil wurde das Kapitel über Spirochäten stark gekürzt und zum großen Teil beseitigt. Mittlerweile haben wir uns überzeugt, daß die Verwandtschaft der Spirochäten mit den Protozoen viel weniger eng ist, als man eine Zeitlang auf Grund Schaudinnscher Theorien und jetzt als unrichtig erkannter Angaben dieses Autors annahm.

Dadurch wurde Raum gewonnen für eine breitere Darstellung der Mastigophoren. So konnte ein vollständiger Ueberblick über die seither genauer erforschten und als immer wichtiger zu bewertenden pflanzlichen Flagellaten gegeben werden. Auch den wichtigen vielgeißeligen tierischen Flagellaten wurde eine ausführlichere Darstellung zuteil.

Die Rhizopoden stellen sich klarer und übersichtlicher dar, wenn wir, wie in der vorliegenden Auflage geschah, die begeißelten Uebergangsformen berücksichtigen und zu gliedern versuchen. Doch ist in dieser Klasse noch manche Neuerung vonnöten. Das gilt auch von den Cnidosporidien und den Ciliaten, bei denen keine grundlegenden Veränderungen vorgenommen wurden.

In höherem Grade konnte dies der Fall sein bei Coccidien und Hämosporidien, bei denen jetzt die Zusammenhänge immer klarer werden. Dabei mußten viele frühere Annahmen, welche sich auf Schaudinnsche Angaben und Hypothesen stützten, aufgegeben werden. Es hat sich in den letzten Jahren herausgestellt, daß viele Angaben Schaudinns auf unrichtigen Beobachtungen und irrtümlichen Kombinationen nicht zu einer Tierart gehöriger Stadien beruhten. Damit mußten viele der hypothetischen Vorstellungen hinfällig werden, welche er voreilig mit seinen Befunden verknüpft hatte. Vor allem gilt dies für seine Anschauungen über die Zusammenhänge der Trypanosomen und Hämosporidien.

Noch mehr mußten aber die Lehren seiner Schüler und Nachfolger einer scharfen Kritik unterworfen werden. Während Schaudinn als ausgezeichneter Beobachter sich nur gelegentlich von der Phantasie über den festen Grund der Tatsachen hinwegreißen ließ — er hätte wohl auch, wenn das Schicksal ihm ein längeres Leben gegönnt hätte, immer wieder den festen Boden gefunden — liegt bei Hartmann und seiner Schule die Sache anders. Da sollten auf Grund weniger und schlechter Präparate gewonnene Resultate genügen, um hochflatternde Phantasien zu stützen, die sich nach kurzer Zeit

als haltlos bewähren mußten. Das war keine gute Periode in der Protozoologie, vor allem weil die meist mit überraschenden theoretischen Resultaten geringer und unkritischer Arbeit verbrämte Methode überall und in allen Ländern Nachahmung fand. Nicht all dieser Ballast der Wissenschaft konnte bisher weggeräumt werden; doch haben tüchtige Zoologen Deutschlands und des Auslands in den letzten Jahren schon viel zur Klärung beigetragen. So mußte die Theorie von den Binucleaten verschwinden und vielerlei, was einstmals als feste Säule großer Theorien galt, mußte im vorliegenden Band der Kritik weichen oder durfte sich nur noch in ihrer Begleitung sehen lassen.

Auch in dieser Ausgabe konnte ich wieder unveröffentlichte Angaben und Abbildungen verschiedener Autoren verwenden; so bin ich Prof. v. Wasielewski und Dr. Wülker für ihre wertvollen Studien über Haemoproteus, Prof. Kühn und Dr. Janicki für Abbildungen zu Dank verpflichtet.

Vor allem gilt aber mein Dank meinem Verleger, welcher, mitten im gewaltigen Krieg, die große Arbeit in Angriff nahm und unter größter Rücksichtnahme auf meine Arbeitsverhältnisse zu Ende führte.

Freiburg i. Br., August 1916.

**Franz Doflein.**

---

# Vorwort zur dritten Auflage.

Schon knapp ein Jahr nach dem Erscheinen der 2. Auflage war diese vergriffen. Es mochte dies ein Anzeichen davon sein, daß viele Forscher und Praktiker ein solches Buch bedurften, und daß es in seiner Grundanlage diesen Bedürfnissen entsprach. Darum machte ich mich sogleich an die Bearbeitung der neuen Auflage, welche ein ganzes Jahr angestrengter Arbeit in Anspruch nahm. In den 3 Jahren, welche vom Druckbeginn der 2. Auflage bis zum Abschluß der Arbeit an der 3. Auflage verstrichen waren, ist so enorm viel Neues auf dem Gebiet der Protozoenkunde publiziert worden, daß es notwendig war, jedes Kapitel erneut durchzuarbeiten. Kein Bogen blieb dabei ohne Verbesserungen, Ergänzungen und Zusätze. Dadurch ist das Buch etwas umfangreicher geworden; doch hatten alle Fachgenossen, welche das Buch benutzten, gerade in seiner Ausführlichkeit einen wesentlichen Vorzug erblickt, der es ihnen zum wirksamen Hilfsmittel bei Lehrtätigkeit und Forschung machte. Immerhin ist es meine Hoffnung, bei einer etwaigen weiteren Auflage das Buch an Umfang reduzieren zu können; denn in einigen Jahren müssen sich unsere Kenntnisse speziell der pathogenen Protozoen so weit geklärt haben, daß eine knappere Darstellung derselben möglich sein wird.

Dann können auch manche Abschnitte eingefügt werden, auf welche ich diesmal verzichtete, da ich den Umfang des Buches nicht allzusehr steigern wollte. Diesmal habe ich nur ein umfangreicheres neues Kapitel eingefügt, welches von den Artbildungs- und Vererbungsproblemen bei den Protozoen handelt. Es wird dies manchen Benützern des Buches willkommen sein.

In den allgemeinen und speziellen Kapiteln der neuen Auflage habe ich vieles geändert und, wie ich hoffe, verbessert. Ich weiß wohl, daß noch manches verbesserungsbedürftig ist, doch konnte ich nicht alle Kapitel diesmal gleichmäßig durcharbeiten. Im allgemeinen Teil wurden vor allem die wichtigen Arbeiten Hartmanns und seiner Schüler ausgiebig berücksichtigt, im speziellen Teil außer den vielen neueren Untersuchungen, die Erwähnung fanden, einige Aenderungen in der Anordnung des Stoffes vorgenommen. So wurden die Abschnitte über Parasitismus und pathogene Bedeutung einiger Gruppen praktischer untergebracht.

Wenn es mir gelungen ist, die Brauchbarkeit des Buches zu erhöhen, so verdanke ich dies zum großen Teil der Hilfe und den wertvollen Ratschlägen zahlreicher Kollegen. So verdanke ich Notizen und Mitteilungen den Kollegen Dr. Dobell, Dr. Fantham, Prof. Grassi, Prof. Hartmann, Dr. Hindle, Dr. Janicki, Prof. Korschelt, Prof. Nuttall, Dr. Tyzzer, Frl. Dr. Hamburger, Frl. Dr. A. Porter, Frl. Dr. Zülzer. Durch Abbildungen und Präparate unterstützten mich Herr Dr. Epstein, Dr. Glaeser, Prof. Hartmann, Dr. Janicki, Dr. Jollos, Prof. R. May, Dr. Mulsow, Dr. Theiler, Frl. Dr. Zülzer. Für die Beschaffung schwer erreichbarer Literatur bin ich der Sleeping Sickness Commission, Col. Sir David Bruce und Dr. Dobell sehr zu Dank verpflichtet.

Ihnen allen sei dieser Dank hiermit auch öffentlich zum Ausdruck gebracht, nicht weniger meinem Assistenten Herrn Dr. O. Koehler für die gewissenhafte Hilfe bei der Korrektur und der Anfertigung der umfangreichen Register.

München, September 1911.

**Franz Doflein.**

# Vorwort zur zweiten Auflage.

Als ich die Bearbeitung der 2. Auflage meines Buchs über die „Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger“ begann, hatte ich nicht die Absicht, es zu einem umfangreichen Werk zu gestalten. Die neue Entwicklung der Protozoenkunde wies mich aber darauf hin, dem Buch eine neue Form zu geben. Für die zahlreichen Praktiker, welche sich neuerdings der Protozoenkunde widmen, mußte es von Vorteil sein, die Ergebnisse der Forschungen über parasitische und pathogene Protozoen im Rahmen unserer allgemeinen Kenntnisse über die Naturgeschichte der Protozoen dargeboten zu erhalten. Ein solches Buch konnte dazu dienen, den Zusammenhang zwischen der praktischen und der „unpraktischen“ Protozoenkunde aufrecht zu erhalten und zu befestigen; denn ein solcher Zusammenhang ist für die praktische Arbeit und die wissenschaftliche Forschung nicht nur nützlich, sondern notwendig.

So entstand das vorliegende „Lehrbuch der Protozoenkunde“, an welches ich fast 3 Jahre mühsamer Arbeit, die allerdings öfters durch andere Pflichten und Forschungen unterbrochen war, verwandt habe. Hätte ich von vornherein den Umfang der Arbeit und vor allem die Last des Literaturstudiums klar überblickt, ich hätte die Arbeit, von der es mich immer wieder zu den Naturobjekten hinweglockte, kaum unternommen. Jetzt bin ich froh, es gewagt zu haben; denn ich empfinde es als einen großen persönlichen Gewinn, das ganze Gebiet durchgearbeitet zu haben.

Doch bin ich mir sehr der Unvollkommenheit bewußt, mit der ich die Aufgabe gelöst habe. Ich suchte zwar stets durch eigene Untersuchungen mir Erfahrungen auf den einzelnen Gebieten zu verschaffen, ob ich aber bei der Beurteilung der schwierigen Fragen stets auch nur annähernd das Richtige getroffen habe, kann erst die Zukunft lehren. Ich habe mich jedenfalls bemüht, so objektiv und vorsichtig in der Formulierung der Ergebnisse zu sein, als es meine Ueberzeugungen und mein Temperament zuließen.

Wenn Ruge in der Einleitung zu seinem Buch über die Malariakrankheiten sagt, daß es heute für einen Einzelnen ganz unmöglich ist, die Malarialiteratur zu beherrschen, so gilt dies in noch viel höherem Grad für das Gesamtgebiet der Protozoenkunde. Wenn es mir gelang, in 3 Jahren die wichtigste Literatur mit wenig Ausnahmen kennen zu lernen, so war dies mir sehr erleichtert durch die vorzüg-

lichen zusammenfassenden Darstellungen einzelner Teilgebiete der Protozoenkunde durch Lühe, Laveran und Mesnil, Ruge, Nocht, Minchin u. a. Vor allem konnte ich mich aber immer wieder auf das große Protozoenwerk Bütschlis stützen, welches noch für lange Zeit die klassische Grundlage aller Protozoenforschung bilden muß. Mit Bewunderung konstatiert man immer wieder bei Benutzung dieses Werks, daß in allen Abteilungen und Abschnitten, welche damals schon genau durchgearbeitet waren, wohl Zusätze und Berichtigungen, aber keine Aenderungen der Gesamtdarstellung in den 30 Jahren intensiver Forschung notwendig geworden sind.

Da während der Bearbeitung meines Buchs die vortrefflichen technischen Leitfäden von Hartmann und Kißkalt, von Prowazek und von Braun und Lühe erschienen, so habe ich die technischen Ratschläge in einem Kapitel kurz zusammengefaßt.

Vielen habe ich für Hilfe bei der Abfassung des Buchs zu danken; durch Beschaffung schwer zu erhaltender Literatur, durch Zusendung von Präparaten oder von Zeichnungen etc. haben mich unterstützt: das Institut Pasteur in Paris, das Institut für Schiffs- und Tropenhygiene in Hamburg, Dr. Aragao (Rio), Dr. Christophers (Madras), Dr. Dalima (Rio), Dr. Dobell (Cambridge), Prof. H. Dürck (Jena), Dr. Elmassian (Paris), Dr. Goldschmidt (München), Prof. M. Gruber (München), Dr. Hartmann (Berlin), Prof. R. Hertwig (München), stud. med. Isenberg (München), Dr. Kon (Formosa), Lt.-Col. Leslie (Simla), Dr. Neresheimer (Wien), Dr. Patton (Madras), Frl. Dr. M. Plehn (München), Dr. H. Prandtl †, Dr. v. Prowazek (Hamburg), Prof. R. Roessle (München), Herr v. Stubenrauch (München), Dr. Viereck (Hamburg), Dr. Zander (Erlangen), Frl. Dr. Zülzer (Berlin), sowie der Aerztliche Verein in München mit seiner großen, schönen Bibliothek.

Allen diesen freundlichen Helfern sage ich hiermit meinen herzlichsten Dank, nicht zum wenigsten meinem Assistenten Herrn Dr. H. Balss für die sorgfältige Durchsicht der Korrekturen.

Die Originalfiguren und zahlreiche der Kopien wurden von Frl. Emma Kissling angefertigt.

Für die reichliche Ausstattung und mancherlei Entgegenkommen während der aus inneren und äußeren Gründen fast $1^1/_2$ Jahre sich hinziehenden Drucklegung bin ich der Verlagsbuchhandlung sehr zu Dank verpflichtet. Es ist wohl unnötig, hervorzuheben, daß bei einem so umfangreichen Buch die neue Literatur nicht bis in die letzten Monate vor dem Erscheinen berücksichtigt sein kann. Das gilt vor allem für die ersten Abschnitte, welche zuerst gedruckt wurden. Soweit es möglich war, habe ich noch während des Druckes neu erscheinende Schriften erwähnt.

Für alle Kritik und alle Verbesserungsvorschläge werde ich dankbar sein.

München, im August 1909.

# Inhaltsverzeichnis.

(Es ist hier nur die allgemeine Disposition des Buches angegeben, alle Einzelheiten finden sich in den Registern am Schlusse des Buches.)

---

I. Teil.


Seite

**Allgemeine Naturgeschichte der Protozoen** . . . . . 1
Einleitung. Protozoen . . . . . 3
**I. Allgemeine Morphologie der Protozoen** . . . . . 5
A. Das Protoplasma der Protozoen . . . . . 5
B. Zellkerne und Kernsubstanzen der Protozoen . . . . 11
1. Die stoffliche Zusammensetzung der Protozoenkerne . . . . . 12
2. Der morphologische Aufbau der Protozoenkerne . . . . . 18
A. Die massigen Kerne . . . . . 19
B. Die bläschenförmigen Kerne . . . . . 20
1. Kerne ohne zentralen Binnenkörper . . . . . 20
2. Kerne mit zentralem Binnenkörper . . . . . 21
a) Kerne mit zentralem Amphinucleolus . . . . . 21
b) Kerne mit Karyosomen . . . . . 22
C. Elementare Zellorgane besonderer Art . . . . . 26
1. Die Chromidialkörper . . . . . 26
2. Centrosom, Zentralkorn und Centriol . . . . . 27
3. Blepharoplaste und Parabasalapparate . . . . . 30
4. Die Chromatophoren . . . . . 32
D. Die Bewegung und die Bewegungsorganellen der Protozoen . . . . . 32
E. Stützsubstanzen und Skelettbildungen . . . . . 50
F. Die im Dienste der Ernährung stehenden Differenzierungen des Protozoenkörpers . . . . . 63
G. Exkretionsorganellen . . . . . 69
Literatur zum Kapitel über allgemeine Morphologie der Protozoen . . 72
**II. Allgemeine Physiologie der Protozoen** . . . . . 76
Einführung . . . . . 76
A. Stoffwechsel . . . . . 77
1. Ueber die lebende Substanz . . . . . 77
2. Ernährung . . . . . 77
1. Die Ernährung der autotrophen Protozoen . . . . . 78
*Die Symbiose mit Algenzellen bei den Protozoen* . . . . 84

Seite

2. Die Ernährung der heterotrophen Protozoen . . . . . 86
a. Die Ernährung der plasmophagen Protozoen . . . . . 86
b. Die Ernährung bei Saprozoen und Parasiten . . . . . 102
3. Atmung . . . . . 103
4. Reservestoffe . . . . . 106
5. Exkretion . . . . . 108
6. Sekrete und Pigmente . . . . . 113
B. Kraftwechsel . . . . . 113
1. Die Bewegung . . . . . 114
2. Produktion von Licht, Wärme und Elektrizität . . . . . 121
3. Reizerscheinungen . . . . . 122
1. Reizleitung . . . . . 123
2. Reize und Reizfolgen . . . . . 125
a. Chemische Reize . . . . . 125
b. Lichtreiz . . . . . 129
c. Temperaturänderungen als Reiz . . . . . 132
d. Mechanische Reize . . . . . 133
e. Elektrische Reize . . . . . 134
3. Die Reizempfindlichkeit der Protozoen . . . . . 135
Literatur zum Kapitel über allgemeine Physiologie der Protozoen . . 138
**III. Die Fortpflanzung der Protozoen** . . . . . 144
I. Teilung . . . . . 144
A. Die Teilung des Körpers . . . . . 144
*Kettenbildung bei der Teilung* . . . . . 156
B. Plasmotomie . . . . . 158
C. Kernteilung . . . . . 158
A. Teilung der massigen Kerne . . . . . 160
B. Teilung der bläschenförmigen Kerne . . . . . 163
1. Tonnenförmige Spindeln . . . . . 173
2. Centriolspindeln . . . . . 175
3. Centrosomspindeln . . . . . 176
Multiple Kernteilung . . . . . 177
Die Kernknospung . . . . . 177
D. Beziehungen zwischen Kernteilung und Plasmateilung . . . . 178
E. Teilungsdauer und Vermehrungsrate . . . . . 185
F. Teilung von anderen Zellbestandteilen . . . . . 186
II. Befruchtung . . . . . 187
A. Die Befruchtung durch Kopulation . . . . . 188
1. Gameten und Agameten . . . . . 188
2. Die isogame Kopulation . . . . . 189
3. Die anisogame Kopulation . . . . . 195
B. Die Befruchtung durch Konjugation . . . . . 202
1. Die isogame Konjugation . . . . . 202
2. Die anisogame Konjugation . . . . . 207
3. Die Konjugation der Suctorien . . . . . 209
C. Allgemeines über die Befruchtung bei den Protozoen . . . . 211
1. Die Gameten der Protozoen . . . . . 211
2. Männlicher und weiblicher Typus der Gameten . . . . . 215
3. Die Reifungserscheinungen bei den Protozoengameten . . . 215
4. Die Annäherung und Verschmelzung der Gameten . . . . 219
Autogamie . . . . . 221
Pädogamie und Parthenogamie . . . . . 225

Seite
5. Der Befruchtungsvorgang . . . . . 228
6. Die Folgeerscheinungen der Befruchtung. Entwicklungsgeschichte der Protozoen . . . . . 230
7. Terminologie der Protozoenentwicklung . . . . . 243
III. Regeneration . . . . . 247
IV. Form und Entwicklung . . . . . 252
V. Die Protozoen als einzellige Organismen . . . . . 256
VI. Theoretisches über die Vermehrung und Befruchtung bei den Protozoen . . . . . 271
VII. Urzeugung, Artbegriff, Variation und Vererbung . . 285
Wichtigste Literatur über Fortpflanzung der Protozoen . . . . . 294
**IV. Biologie der Protozoen** . . . . . 303
A. Vorkommen und geographische Verbreitung . . . . 304
B. Habitus und Lebensweise . . . . . 307
C. Anpassung der Ernährungsweise . . . . . 311
1. Allgemeines . . . . . 311
2. Saprozoen. Infusionstiere . . . . . 315
3. Parasitismus bei den Protozoen . . . . . 320
a. Parasiten und Parasitismus . . . . . 320
b. Einfluß des Parasitismus auf Parasiten im allgemeinen . . . 324
c. Die Protozoen als Parasiten . . . . . 325
Anpassungen der parasitischen Protozoen . . . . . 325
Antifermente und Toxine . . . . . 331
Immunitätsreaktionen . . . . . 335
d. Die Parasiten der Protozoen . . . . . 343
D. Anpassungen der Fortpflanzungsvorgänge und Verbreitungsmittel . . . . . 346
E. Einfluß des Mediums. Cysten . . . . . 348
F. Licht und Strahlen . . . . . 353
G. Temperatur und Klima . . . . . 354
Literatur über Biologie . . . . . 355
**V. System der Protozoen** . . . . . 359
**VI. Technik der Protozoenuntersuchung** . . . . . 363
Kulturen . . . . . 367
I. Amöbenkulturen . . . . . 367
II. Flagellatenkulturen . . . . . 370
A. Kulturen von holophytischen Formen . . . . . 370
B. Kulturen von Blutparasiten . . . . . 371
III. Die Kulturen von Zellparasiten . . . . . 372
Kultur des Malariaparasiten . . . . . 373
IV. Technik der Untersuchung von Protozoen auf dem Objektträger . 373
1. Untersuchung der lebenden Protozoen . . . . . 374
2. Untersuchung der abgetöteten Protozoen . . . . . 375
Literatur über Technik der Protozoenforschung . . . . . 383

II. Teil.

**Spezielle Naturgeschichte der Protozoen** . . . . . 385
Vorbemerkung . . . . . 387
Bakterien, Spirochäten und andere Moneren . . . . . 387
Stamm: **Protozoa** . . . . . 394
I. Unterstamm: **Plasmodroma** . . . . . 394

Seite

I. Klasse: **Mastigophora** (Flagellaten oder Geißelinfusorien) . . . . . 394
I. Unterklasse: **Phytomastigina** . . . . . 399
I. Ordnung: Chrysomonadina . . . . . 401
II. Ordnung: Cryptomonadina . . . . . 417
III. Ordnung: Dinoflagellata . . . . . 421
IV. Ordnung: Euglenoidina . . . . . 438
V. Ordnung: Phytomonadina . . . . . 444
*Algenähnliche Entwicklung von Phytomonadinen* . . . . 457
Anhang: Chloromonadina . . . . . 459
II. Unterklasse: **Zoomastigina** . . . . . 462
I. Ordnung: Protomonadina . . . . . 462
Trypanosominae . . . . . 476
*Der Parasitismus und die pathogene Bedeutung der Flagellaten* . . . . . 490
II. Ordnung: Polymastigina . . . . . 567
III. Ordnung: Hypermastigina . . . . . 607
IV. Ordnung: Distomatina . . . . . 621
V. Ordnung: Cystoflagellata . . . . . 633
Anhang: Ciliatenähnliche Flagellaten . . . . . 636
Literatur über Flagellaten . . . . . 638
II. Klasse: **Rhizopoda** . . . . . 657
I. Ordnung: Amoebina . . . . . 659
1. Familie: Bistadiidae . . . . . 667
2. Familie: Amoebidae . . . . . 670
*Die Amöben als parasitische und pathogene Organismen* 684
*Die Beziehungen der Amöben zur Dysenterie* . . . . 685
3. Familie: Paramoebidae . . . . . 703
II. Ordnung: Rhizomastigina . . . . . 704
III. Ordnung: Heliozoa . . . . . 707
A. Protomyxidea . . . . . 711
B. Heliozoa s. str. . . . . 721
IV. Ordnung: Foraminifera . . . . . 726
V. Ordnung: Radiolaria . . . . . 758
VI. Ordnung: Mycetozoa . . . . . 778
Literatur über Rhizopoden . . . . . 803
III. Klasse: **Sporozoa** . . . . . 812
I. Unterklasse: **Telosporidia** . . . . . 814
I. Ordnung: Coccidiomorpha . . . . . 815
I. Unterordnung: Coccidia . . . . . 815
1. Familie: Eimeridae . . . . . 826
Leucocytozoinae . . . . . 854
Aggregatinae . . . . . 857
2. Familie: Adeleinae . . . . . 861
Haemogregarininae . . . . . 867
II. Unterordnung: Haemosporidia . . . . . 882
1. Familie: Haemoproteidae . . . . . 887
2. Familie: Plasmodidae . . . . . 896
*Parasitismus und pathogene Bedeutung der Hämosporidien* . 923
Anhang: Die Babesien . . . . . 936
Babesiosen . . . . . 954
Hämoglobinurie des Rindes . . . . . 954
II. Ordnung: Gregarinae . . . . . 960

II. Unterklasse: **Neosporidia** . . . . . 997
I. Ordnung: Cnidosporidia . . . . . 998
1. Unterordnung: Myxosporidia . . . . . 1009
2. Unterordnung: Microsporidia . . . . . 1035
3. Unterordnung: Actinomyxidia . . . . . 1055
II. Ordnung: Sarcosporidia . . . . . 1060
Die Gilruthcyste . . . . . 1075
III. Ordnung: Haplosporidia . . . . . 1076
1. Unterordnung: Oligosporulea . . . . . 1077
2. Unterordnung: Polysporulea . . . . . 1084
Anhang: Serumsporidia . . . . . 1085
Literatur über Sporozoen . . . . . 1088
II. Unterstamm: **Ciliophora** . . . . . 1105
I. Klasse: **Ciliata** . . . . . 1107
I. Unterklasse: **Aspirigera** . . . . . 1110
I. Ordnung: Holotricha . . . . . 1110
A. Primitive Formen . . . . . 1111
B. Typische Holotricha . . . . . 1115
II. Unterklasse: **Spirigera** . . . . . 1123
II. Ordnung: Heterotricha . . . . . 1123
III. Ordnung: Oligotricha . . . . . 1131
*Lebensverhältnisse der im Wiederkäuermagen und Equidenblinddarm vorkommenden parasitischen Infusorien* . . 1137
IV. Ordnung: Hypotricha . . . . . 1138
V. Ordnung: Peritricha . . . . . 1140
II. Klasse: **Suctoria** . . . . . 1147
Literatur über Ciliophora . . . . . 1154
Sachregister . . . . . 1157

I. Teil.

# Allgemeine Naturgeschichte der Protozoen.

# Einleitung.

## Protozoen.

Zwischen den niedersten Organismen, welche wir kennen, den Bakterien und ihren Verwandten einerseits und den vielzelligen Tieren (Metazoen) andererseits, steht der Stamm der Protozoen.

In ihrem gesamten Aufbau entsprechen die typischen Protozoen nur einer jener Einheiten, aus denen sich der Körper der vielzelligen Tiere wie aus vielen Bausteinen aufbaut, sie bestehen aus einer einzigen Zelle.

Als einzellige Wesen besitzen die Protozoen einen Körper, welcher aus einem Klümpchen Protoplasma besteht, jener wunderbaren Substanz, welche im ganzen Reich des Lebendigen der Träger der Eigenschaften ist, die wir als charakteristisch für das Leben ansehen: der Ernährung, der Reizbarkeit, der Bewegung, des beschränkten Wachstums und der Fortpflanzung.

Als echte Zellen besitzen die Protozoen einen oder mehrere Zellkerne. Wie alle anderen Zellen, vermögen sie bestimmte Gebilde an ihrem Leibe hervorzubringen, welche zu den verschiedenen Lebensfunktionen notwendig sind.

Aber die Protozoen besitzen weder echte Gewebe noch echte Organe: denn Gewebe bestehen aus zahlreichen Zellen und aus deren Produkten, Organe sind aus Geweben zusammengesetzt. So besitzen sie kein Nervensystem, keinen Darm, keine Niere und keine Geschlechtsorgane.

Die eine Zelle muß alle jene wichtigen Funktionen, welche die Organe der höheren Tiere unter sich verteilt haben, mit Hilfe ihres Protoplasmas leisten.

Manche dieser Funktionen werden ohne die Ausbildung besonderer dauernder Apparate vollbracht; bei den verschiedenen Formen der Protozoen bildet aber die Zelle für verschiedene Funktionen besondere Apparate, welche Produkte der Zelle sind: wir nennen sie daher zum Unterschied von den vielzelligen Organen der Metazoen die Organellen oder Zellorgane der Protozoen.

Die Vermehrung der Protozoen erfolgt stets durch einen Teilungsvorgang, wobei Zellkern und Zellleib in zwei oder mehrere

Teilprodukte zerfallen, wie bei den Teilungen der Metazoenzellen. Bei vielen Gruppen sind geschlechtliche Vorgänge nachgewiesen worden, wobei ganze Protozoenindividuen sich vollkommen entsprechend den Geschlechtszellen der Metazoen verhalten.

Obwohl der Protozoenkörper nur einer einzigen Metazoenzelle entspricht, kann sein Bau die merkwürdigsten Komplikationen aufweisen, können die Lebensvorgänge, deren Sitz er ist, sehr mannigfaltig und wechselnd sein. Er kann relativ groß sein, seine einzelnen Regionen können gesonderte Aufgaben erfüllen, ohne daß das einheitliche Protoplasma in Zellen zerlegt ist, wie bei vielzelligen Tieren, welche in manchen Fällen in der Komplikation des Körperbaues einzelligen Protozoen nachstehen.

Es ist unsere nächste Aufgabe, uns über die Grundzüge des Baues und der Lebenserscheinungen bei den Protozoen zu unterrichten.

# I. Allgemeine Morphologie der Protozoen.

Die Protozoen sind fast sämtlich sehr kleine Organismen; während die kleinsten unter ihnen nur wenige Tausendstel eines Millimeters messen, erreichen die größten Formen einen Durchmesser von einigen Centimetern (4—5 cm). Noch etwas größere Dimensionen können Protozoenkolonien besitzen, welche sich aus zahlreichen Protozoenindividuen zusammensetzen.

Daher sind sehr viele Protozoen für das menschliche Auge gerade noch sichtbar, wenn es scharf und geübt ist; die meisten Arten sind aber nur mit dem Mikroskop wahrnehmbar, alle enthüllen nur bei Untersuchung mit starken Vergrößerungen die Geheimnisse ihres komplizierten Baues.

Die äußere Form ist ebenso vielgestaltig wie bei den Metazoen; bei manchen Formen wechselt sie während des Lebens eines Individuums rasch oder langsam, bei anderen ist sie von großer Starrheit und Dauerhaftigkeit. Es hängt dies verschiedene Verhalten hauptsächlich von der Beschaffenheit des Protoplasmas und von seinen Einschlüssen und Ausscheidungen ab.

## A. Das Protoplasma der Protozoen.

Das Protoplasma betrachten wir als die Grundsubstanz aller tierischen und pflanzlichen Zellen; in ihm erblicken wir denjenigen Bestandteil, an welchen alle Erscheinungen des Lebens gebunden sind, und ohne den der Wissenschaft kein Leben auf der Erde bekannt ist.

Wir beschreiben unter dem Namen „Protoplasma“ die meist durchsichtige oder durchscheinende, zähflüssige Substanz, welche in den meisten Protozoenzellen als Hauptbestandteil leicht beobachtet werden kann. Sie ist mit Wasser nicht mischbar, stark lichtbrechend (d. h. stärker lichtbrechend als Wasser) und ist durch alkalische Reaktion ausgezeichnet. Sie erweist sich bei chemischer Analyse als ein kompliziertes Gemisch von zahlreichen organischen Substanzen, von Salzen und Wasser. Als wichtigste Bestandteile und Träger des Lebens betrachtet man die Eiweißkörper (Proteïne und Proteïde), welche man in den abgetöteten Tierkörpern nachweisen kann. Allerdings haben wir keine Kenntnis, ob die verschiedenen Organismen verschiedene Mischungen ähnlicher Stoffe oder verschiedene Varianten eines Stoffes von sehr komplizierter und modifizierbarer Konstitution in ihrem Protoplasma enthalten. Sicher ist nur, daß es sich nicht um einfache Eiweißkörper handelt; vielmehr ist bei verschiedenen Organismen, unter anderem gerade bei Einzelligen, nachgewiesen, daß ihr Protoplasma überhaupt kein „Eiweiß“ enthält. Der Hauptbestandteil des Protoplasmas besteht aus sehr

komplizierten „Eiweißverbindungen". Unter solchen Verbindungen, welche aus tierischen Geweben und Flüssigkeiten isoliert werden können, verdienen hauptsächliches Interesse Körper, welche bei der Zersetzung ein Eiweiß und einen nicht-eiweißartigen Körper liefern, die sog. Proteïde. Unter diesen sind die wichtigsten die Nukleoalbumine und Nukleoproteïde. In ersteren sind Eiweißkörper mit Pseudonukleïnen, in letzteren mit Nukleïnen verbunden. Diese beiden Gruppen von Substanzen sind phosphorhaltige Eiweißverbindungen. Nukleïne und Nukleoproteïde kommen im (abgetöteten) Zellprotoplasma und Zellkern vor. Als die ersten bekannten Zersetzungsprodukte der lebenden Substanz beanspruchen sie ein großes Interesse. Ferner sind wesentliche Bestandteile der lebenden Zellen fast stets Kohlehydrate und Fette; sehr wichtig sind für die Lebensvorgänge die als Katalysatoren wirkenden Enzyme, welche wahrscheinlich den Eiweißkörpern anzugliedern sind. und die Lipoide, welche für das Zustandekommen der Strukturen im Protoplasma von besonderer Bedeutung zu sein scheinen.

Die kleinen Körper der Protozoen, welche meist mit allen möglichen sekundären Bestandteilen erfüllt sind, bieten kein sehr günstiges Material für die chemische Analyse des Protoplasmas dar. Daher sind wir über die chemische Zusammensetzung speziell des Protozoenprotoplasmas noch sehr wenig unterrichtet [1]).

Wenn wir also das Protozoenprotoplasma mit demjenigen der Metazoen- und Pflanzenzellen zusammenfassen, so wird unsere Definition durch das mikroskopische Bild bestimmt, welches uns in allen lebenden Zellen eine Substanz von ähnlicher Beschaffenheit erkennen läßt.

In den meisten Protozoenzellen ist das Protoplasma weißlich bis gelblich gefärbt; nicht selten ist es von glasheller Durchsichtigkeit; doch wird diese oft getrübt durch Einlagerung verschiedener Substanzen, welche sich durch ihr Lichtbrechungsvermögen von ihm und voneinander unterscheiden. Das Protoplasma ist eine kolloidale Flüssigkeit, deren Konsistenz sehr verschiedenartig sein kann; während es in manchen Fällen sehr leicht beweglich ist (eine geringe innere Reibung besitzt), kann es auch sehr zähflüssig auftreten, ja es kann wohl auch fest werden.

Bei der Untersuchung mit starken Vergrößerungen läßt das Protoplasma eine feine Struktur erkennen, welche gerade bei Protozoenzellen besonders gut studiert werden kann. Hier ist sie sowohl am lebenden Objekt als auch am konservierten Präparat oft mit gleicher Deutlichkeit zu erkennen.

Am lebenden Protoplasma unterscheidet man ohne Schwierigkeit zwei Hauptbestandteile, von denen der eine, in der Regel stärker lichtbrechende, ein Gerüst oder Netzwerk bildet, dessen Zwischenräume von einer durchsichtigeren Masse erfüllt werden. Die Gerüstsubstanz stellt sich als ein System von Wänden dar, welche sehr dünn sind, — ihre Dicke beträgt nur den Bruchteil von 1 μ —, während die von ihnen umschlossenen Zwischenräume einen Durchmesser von $^1/_2$—1 μ, oft auch etwas darüber, besitzen. Die Gerüstsubstanz wird

1) Nur die großen Plasmamassen der Myxomycetenplasmodien sind für die chemische Analyse gut brauchbar; sie sind zu solchem Zweck auch wiederholt ausgenützt worden.

als Gerüstplasma, die Substanz in den Zwischenräumen als Plasmasaft oder Enchylema bezeichnet.

Betrachten wir einen Teil eines lebenden Protozoenkörpers, etwa das flach ausgebreitete Pseudopodium einer Amöbe (vgl. Fig. 1 C), so erkennen wir eine sehr auffallende Anordnung der Gerüstsubstanz. Die vom Enchylema erfüllten Räume werden von Wänden der Gerüstsubstanz umschlossen, welche stets in den Knotenpunkten zu je dreien zusammenstoßen, indem jede mit der benachbarten einen Winkel von 120° bildet. Wo das Plasma einen Fremdkörper oder eine Vakuole umschließt, oder wo es an die äußere Umgebung angrenzt, da stehen die Wände der Gerüstsubstanz senkrecht zur äußersten Begrenzung der Protoplasmaschicht. Es ist also jede Grenzfläche von einem sogenannten Alveolarsaum eingefaßt. Wir erhalten bei Einstellung auf eine beliebige Ebene das mikroskopische Bild eines kontinuierlichen, gesetzmäßig gebauten Netzwerks.

Genau dasselbe Bild erhalten wir, wenn wir eine Emulsion oder einen Schaum untersuchen. Nach den von Plateau und anderen Physikern untersuchten Gesetzmäßigkeiten müssen die Wände der einzelnen Schaumalveolen genau in derselben gesetzmäßigen Weise angeordnet sein, wie wir es bei den Alveolen des Protoplasmas beobachten können. Daß wir nicht in allen Fällen alle Wände der Protoplasmaalveolen erkennen und die Tropfennatur der enchylemaerfüllten Räume wahrnehmen können, liegt an der Kleinheit dieser Strukturen. Wir haben also das netzartige Bild der Gerüstsubstanz als den optischen Ausdruck eines Wabenwerkes aufzufassen.

Zu der Auffassung, daß das Protoplasma die Struktur eines mikroskopisch feinen Schaumes besitzt, ist auf Grund von Beobachtungen, Experimenten und durch die konsequente Anwendung physikalischer Gesetze zuerst Bütschli gelangt. Da, wie wir gesehen haben, seine Theorie der Schaum- oder Alveolarstruktur des Protoplasmas vollkommen mit den an Protozoen zu beobachtenden Tatsachen übereinstimmt, so ist es nicht zu verwundern, daß die Mehrzahl der Protozoenforscher Anhänger dieser Theorie sind. Rhumbler hat neuerdings in Anlehnung an die Terminologie der Kolloidchemie für eine Substanz vom schaumigen Bau des Protoplasmas, welche aus einer sehr feinen Emulsion zweier Flüssigkeiten besteht, die Bezeichnung Spumoid eingeführt.

Die Grundlage für Bütschlis Auffassung bildet die Annahme des flüssigen Aggregatzustandes des Protoplasmas. Für diese Annahme hat speziell das Studium der Protozoen eine Anzahl der besten Beweise gebracht; als solche werden in der Regel angegeben: 1) die Protoplasmaströmungen, die amöboide Beweglichkeit und die Verschiebbarkeit im Protoplasma eingeschlossener Partikel; 2) die Kugelform aller im Plasma eingeschlossenen Flüssigkeitsvakuolen; 3) die Abkugelung nackter Protoplasmastücke im Ruhezustand, bei der Reizung oder nach erfolgter Zerstückelung; 4) die Ausbreitung, welche nacktes Protoplasma wie jede Flüssigkeit auf der Oberfläche von Flüssigkeiten erfährt; 5) die Verschmelzung, welche man in vielen Fällen bei Teilstücken zerschnittener Protozoen erzielen kann. Hierzu käme noch die Abkugelung, Quellung und Gerinnung der beim Zerplatzen und Zerfließen von Protozoen im umgebenden Wasser verteilten Plasmateile.

Ist das Protoplasma nun eine Flüssigkeit, so sind alle die oben geschilderten Erscheinungen verständlich, wenn wir es als ein Schaum-

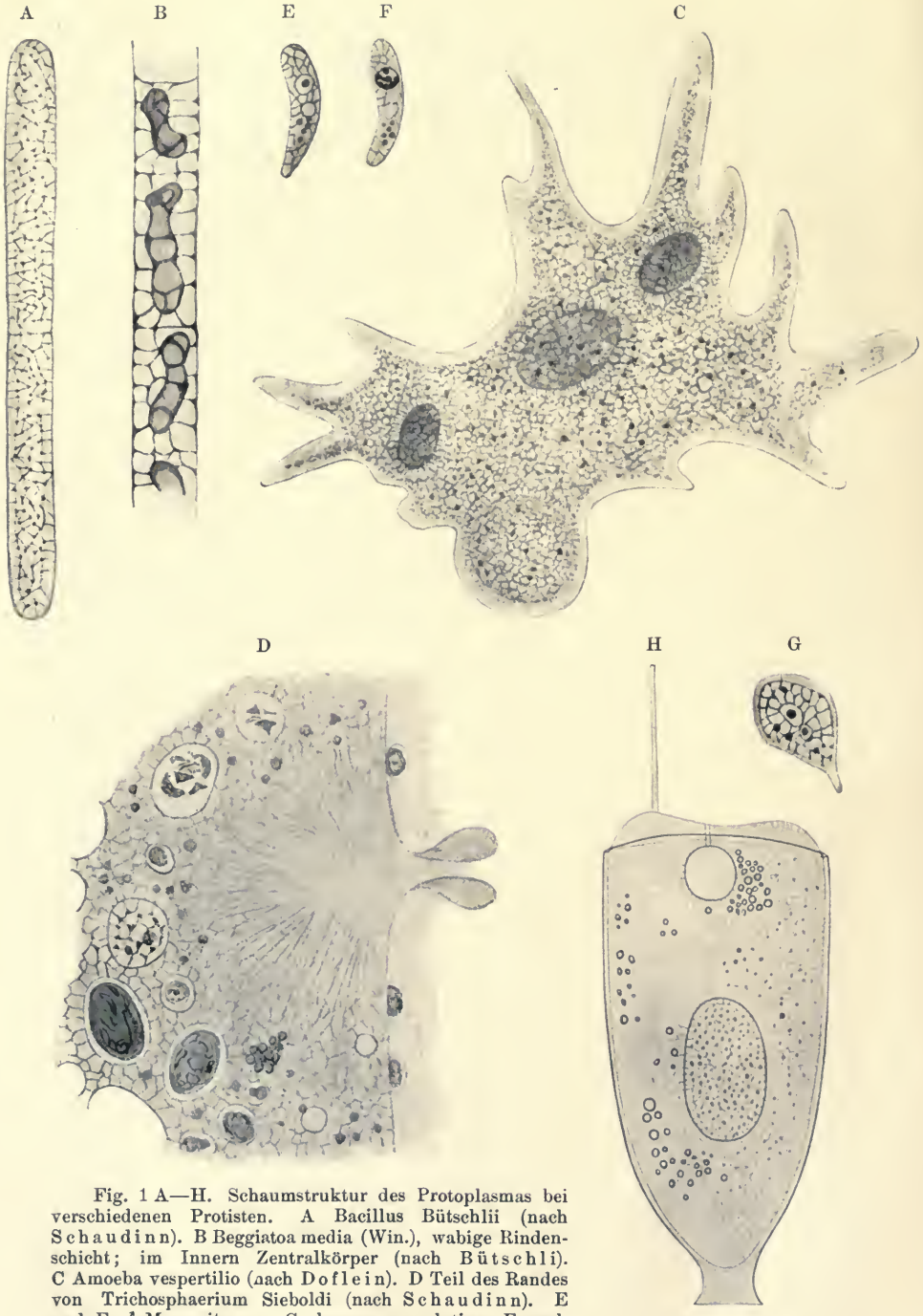



Fig. 1 A—H. Schaumstruktur des Protoplasmas bei verschiedenen Protisten. A Bacillus Bütschlii (nach Schaudinn). B Beggiatoa media (Win.), wabige Rindenschicht; im Innern Zentralkörper (nach Bütschli). C Amoeba vespertilio (nach Doflein). D Teil des Randes von Trichosphaerium Sieboldi (nach Schaudinn). E und F ♂ Merozoite von Cyclospora caryolytica, E nach dem Leben, F nach gefärbtem Präparat (nach Schaudinn). G Junges Exemplar von Ceratomyxa linospora (nach Doflein). H. Acinete. Wabenstruktur im Kern und der einen (rechten) Hälfte des Protoplasmas eingezeichnet (nach Bütschli).

gemenge zweier nicht mischbarer Flüssigkeiten auffassen; jene Bestandteile von verschiedenem Lichtbrechungsvermögen, welche die Beobachtung als nicht miteinander mischbar nachweist, eben das Gerüstplasma und das Enchylema, sind diese beiden Flüssigkeiten. Sie lassen durch ihre gegenseitige Lagerung erkennen, daß sie beide den für Flüssigkeiten geltenden Gesetzen unterworfen sind.

Gerüstplasma und Enchylema sind also beides eiweißhaltige Flüssigkeiten, welche innig miteinander vermengt sind. Sie sind aber beide nicht als einfache chemische Körper, sondern selbst wieder als Gemenge zahlreicher Stoffe zu betrachten. Insbesondere zeigt uns die Untersuchung von Protozoen in dem Gerüstplasma zahlreiche Körnchen, Tröpfchen, Kriställchen, Trichiten etc., welche sich in den Wabenwänden bewegen können, und welche infolge der Spannungsgesetze in den Knotenpunkten derselben angehäuft erscheinen.

Wie alle Kolloide, so kann auch das Protoplasma aus dem flüssigen in den festen Zustand übergehen. Stets ist das eine Erscheinung, welche nur einen Teil des Protoplasmakörpers betrifft, so z. B. Gebiete der Außenschicht oder im Körperinnern auftretende stabförmige, fädige oder sonstwie gestaltete Differenzierungen. Sie spielen eine wichtige Rolle als Stütz- und Gerüstsubstanzen im flüssigen Protoplasma. Wir betrachten sie als zum Protoplasma gehörig, da sie sehr schnell aus dem flüssigen Protoplasma hervorgehen und sich sehr rasch in solches zurückverwandeln. Oft zeigen sie den gleichen schaumigen Bau wie das letztere. Sie gehen dann vielfach aus dem flüssigen Plasma hervor, indem unter der Einwirkung bestimmter Kräfte sich Reihen von in die Länge gezogenen Alveolen bilden, so daß sie selbst die gleiche Grundstruktur zeigen, wie das flüssige Protoplasma. In anderen Fällen läßt sich an diesen festen Protoplasmastrukturen mit unseren optischen Hilfsmitteln ein feinerer Bau nicht erkennen; sie erscheinen vollkommen homogen. Das kommt auch manchmal bei Partien des flüssigen Protoplasmas vor, welches dann — z. B. in den Außenschichten von Protozoenkörpern — aussieht, als bestehe es ausschließlich aus Gerüstsubstanz. Wahrscheinlich besitzt auch das Gerüstplasma eine feinste „spumoide“ Struktur, welche aber jenseits der Grenze der Wahrnehmbarkeit (mit unseren gegenwärtigen Hilfsmitteln) liegt. Manche Partien eines Protoplasmakörpers können auch einen mehr emulsoiden als spumoiden Bau besitzen, d. h. es können größere Tropfen des Plasmasaftes von dickeren Wänden der Gerüstsubstanz umschlossen sein.

Wir bezeichnen das flüssige Protoplasma als Rheoplasma, das feste als Stereoplasma.

Die große Bedeutung von Bütschlis Entdeckung der Schaumnatur des lebenden Protoplasmas liegt darin, daß sie uns eine Handhabe zur Erforschung vieler Lebenserscheinungen bietet, worauf in späteren Kapiteln zurückzukommen sein wird.

Außer der Mikrostruktur ist an dem Plasma lebender, funktionierender Protozoenzellen eine Reihe größerer Differenzierungen in der Regel zu unterscheiden. Das schaumige Protoplasma erscheint oft zu Lamellen und Strängen ausgezogen, indem es die bei verschiedenen Lebensvorgängen im Innern des Tieres auftretenden Vakuolen umschließt. Es sind dies Tropfen von wässeriger Flüssigkeit, welche bei der Nahrungsaufnahme, Verdauung und Defäkation auftreten, oder Tropfen von Oelen oder Fetten und anderen Substanzen, bei manchen

Protozoen auch Gasblasen, welche als normale oder pathologische Erscheinungen im Innern des Protoplasmas sich bilden. Im strömenden Protoplasma werden sie von der Bewegung mitfortgetragen; beim Stoffwechsel erleiden sie oft große Veränderungen ihrer Dimensionen. Solche Vakuolen, welche oft in großer Anzahl gleichzeitig das Protoplasma gewisser Protozoen erfüllen, sind stets kugelig gestaltet, und wenn sie durch Bewegungen im Tierkörper umgestaltet werden, oder wenn zwei oder mehrere durch Zerplatzen ihrer Wände zusammenfließen, so streben sie entsprechend den für Flüssigkeiten geltenden

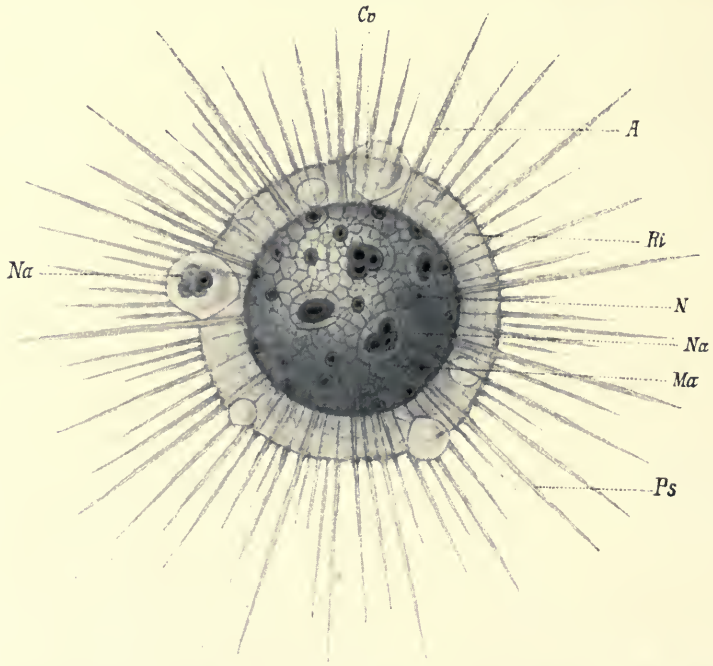



Fig. 2. Actinosphaerium Eichhorni. Nach dem lebenden Objekt. Die Kerne sind stärker hervorgehoben. (Orig.) *Ri* Rindensubstanz = Ektoplasma. *Ma* Marksubstanz = Entoplasma. *Ps* Pseudopodien. *N* Kerne. *Na* Nahrungsvakuole. *Cv* kontraktile Vakuole. *A* Achsenfaden im Pseudopodium. Die Abbildung zeigt die grobe Vakuolisierung im Gegensatz zu der bei dieser Vergrößerung (50°) nicht sichtbaren Alveolarstruktur.

physikalischen Gesetzen, die Kugelform wieder anzunehmen. Diese tritt auch je nach der Konsistenz des Protoplasmas in kürzerer oder längerer Zeit wieder ein.

Da die Vakuolen oft in sehr großer Anzahl vorhanden sind, und da sie oft auch sehr klein sein können, so sind sie nicht selten mit den Enchylemaalveolen der Mikrostruktur des Protoplasmas verwechselt und zusammengeworfen worden. Diese gröbere Struktur, die Vakuolisierung des Protoplasmas ist es auch, welche die Annahmen derjenigen Autoren verursacht hat, welche dem Protoplasma einen netzigen oder spongiösen Bau zuschrieben. Tatsächlich bietet die grobe Vakuolisierung des Protoplasmas nicht selten das Bild eines Netzwerks dar, indem besonders bei zähflüssigem, bewegtem Plasma Balken, Stränge und Lamellen die flüssigkeiterfüllten Hohlräume im Innern des Plasmakörpers durchziehen (Fig. 2).

Die nächst der Vakuolisierung auffallendste Differenzierung an nackten Protoplasmakörpern ist die Trennung von Ekto- und Entoplasma. Bei sehr vielen Protozoen unterscheidet sich eine der freien Oberfläche zunächst liegende Schicht von wechselnder, aber meist geringer Dicke durch das abweichende optische Verhalten von den zentralen Teilen des Körperplasmas. Diese äußere Schicht, das Ektoplasma, ist durchsichtiger und gleichmäßiger strukturiert als das Entoplasma. Es ist hyalin, arm an Einschlüssen, ärmer jedenfalls als das Entoplasma an stark lichtbrechenden Körnern, Tröpfchen etc. Auch sind in ihm in der Regel keine oder wenig Vakuolen enthalten, ja manchmal erscheint es ganz homogen. Seine Konsistenz ist eine zähere als diejenige des Entoplasmas. Das Entoplasma ist in der Regel von Vakuolen und Einschlüssen der verschiedensten Art erfüllt und infolgedessen stärker lichtbrechend als das Ektoplasma. Es ist meist viel flüssiger als das letztere.

Die Grenzen zwischen Ektoplasma und Entoplasma sind weder scharf noch dauernd. Ektoplasma kann in das Entoplasma aufgenommen werden und kann sich aus demselben ohne weiteres wieder herausdifferenzieren. Weitere Einzelheiten sind weiter unten bei der Besprechung der Pseudopodienbildung erörtert.

Wir nennen das Protoplasma einer Zelle „nackt“, wenn keine besondere Hüllschicht (siehe unten) seine äußere Oberfläche überzieht. In jedem Fall kommt der äußersten Oberflächenschicht eine besondere Beschaffenheit zu, auch wo wir sie nicht mit unseren Hilfsmitteln deutlich unterscheiden können, und wo sie so weich und nachgiebig ist, daß sie dem Protoplasma jede Formänderung gestattet. Nach den Untersuchungen von Overton besteht diese Plasmahaut aus lipoiden Substanzen, was sich aus ihrem Verhalten bei der Diffusion von Stoffen aus der Umgebung in den Plasmaleib ergibt. Nach neueren Untersuchungen besteht sie aber nicht nur aus Lipoiden, sondern besitzt eine kompliziertere Zusammensetzung aus Lipoiden und wasserlöslichen Stoffen. Darüber wird in dem Kapitel über die Physiologie der Protozoen noch einiges zu erörtern sein.

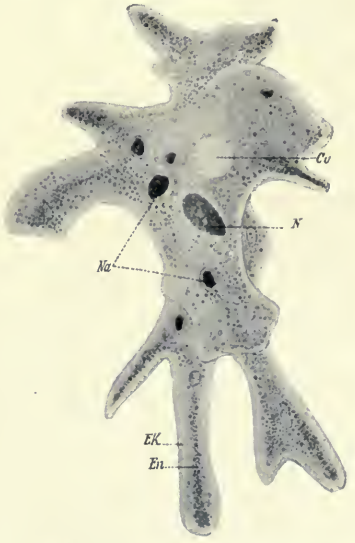



Fig. 3. Amoeba proteus. *Cv* kontraktile Vakuole. *EK* Ektoplasma. *En* Entoplasma. *N* Kern. *Na* Nahrungskörper. (Orig. nach dem lebenden Objekt.)

## B. Zellkerne und Kernsubstanzen der Protozoen.

Die wichtigste Differenzierung der Protozoenzelle ist der Zellkern. Fassen wir ein typisches, einkerniges Protozoon ins Auge, so können wir im Innern des Körperplasmas den Zellkern als ein von allen Seiten abgeschlossenes, stark lichtbrechendes Gebilde erkennen, welches durch seine Struktur und seine chemische Zusammensetzung sich vom Körperplasma deutlich unterscheidet. Während der Kern

in den starrer gebauten Protozoen mit wenig beweglichem Protoplasma meist eine Normallagerung im Zellinnern einnimmt, wird er in Zellen mit strömendem Protoplasma von der Strömung im Zellinnern herumgeschleppt, und so kann er bei solchen Formen in den verschiedensten Regionen des Entoplasmas gefunden werden.

Während wir in den Gewebezellen der Metazoen eine relativ sehr geringe Variabilität der Form und Struktur ruhender Kerne nachweisen können, finden wir im Gegensatz hierzu bei den Protozoen eine außerordentlich große Mannigfaltigkeit.

## I. Die stoffliche Zusammensetzung der Protozoenkerne.

Im großen und ganzen können wir bei den Protozoen zwei Haupttypen von Kernen unterscheiden, bläschenförmige und massige Kerne. Die ersteren sind gewöhnlich kugelig gestaltet, lassen im Innern eine stärker lichtbrechende Substanz erkennen, welche in Strängen oder in Form eines Netzwerkes angeordnet ist, und welche mit einer schwächer lichtbrechenden Flüssigkeit erfüllte Hohlräume umschließt. Die Kerngerüstsubstanz bildet auch die äußere Hülle des Kernes, welche in manchen Fällen die Ausbildung einer Membran zeigen kann. Innerhalb der Kerngerüstsubstanz finden sich regelmäßig sehr stark lichtbrechende Körner, Stränge oder Kugeln eingelagert.

Die massigen Kerne haben einen im Prinzip ähnlichen Bau. Nur ist bei ihnen die Gerüstsubstanz viel dichter gefügt, es sind keine großen Vakuolen vorhanden, und die stark lichtbrechenden Körner sind meist sehr klein, erfüllen aber in sehr großer Menge und dichter Lagerung das ganze Innere des Kernes.

Die bläschenförmigen Kerne sind in sehr vielen Fällen offenbar vollkommen aus flüssigen Bestandteilen zusammengesetzt. Dem entspricht ihre kugelige Form, die Form und Anordnung der Vakuolen in ihrem Innern, sowie die Deformation, welche sie natürlicherweise oder experimentell unter bestimmten Verhältnissen erfahren. In manchen Fällen legen die Befunde die Annahme einer starr kolloidalen Kernmembran nahe.

Eine solche oder Gerüstbildungen anderer Art können es auch sein, welche den massigen Kernen gestatten, in außerordentlich mannigfaltigen, oft strangförmig ausgezogenen und vielfach verästelten Formen aufzutreten. Doch weisen die Zerfließungserscheinungen und die Annahme der Kugelform bei Ruhezuständen in der Cyste auch bei solchen Formen auf zähflüssige Beschaffenheit des Gesamtkernes hin. Ihre konstante Form wird dann wohl durch Kräfte, welche der Oberflächenspannung entgegenwirken und ihr das Gleichgewicht halten, bedingt.

Die Gerüstsubstanz der Kerne zeigt denselben schaumigen Aufbau wie das Zellprotoplasma. Manchmal läßt sich eine alveoläre Struktur, welche den ganzen Kern erfüllt, am lebenden Objekt erkennen. In der Mehrzahl der Fälle ist sie aber wegen der Schwierigkeit der Untersuchung erst am konservierten Tier nachweisbar.

Während nämlich am lebenden Protozoon der Kern oft nur mit Mühe erkennbar ist, da er sich vom umgebenden Protoplasma vielfach kaum abhebt, haben wir es in der Hand, durch eine durch reichliche Erfahrung erprobte Abtötungstechnik die Gegensätze im Lichtbrechungs-

vermögen der einzelnen Substanzen ganz erheblich zu steigern. Durch Zusatz von gewissen Säuren (Essigsäure, Chromsäuregemische, Pikrinsäuregemische) oder von giftigen Salzen[1]) zu dem Wasser, in welchem die Protozoen untersucht werden, bringt man Protoplasma und Kernsubstanzen zur Gerinnung. Hierbei wird die Verschiedenheit der einzelnen Substanzen gewöhnlich für unser Auge sehr viel auffälliger.

Um eine genauere Kenntnis vom Wesen der einzelnen Bestandteile des Zellleibes und des Kernes zu erhalten, wendet man außerdem mikrochemische Reaktionen und Färbungsmethoden an.

Die mikrochemischen Reaktionen haben vor allem Erfolge bei der Untersuchung sekundärer Bestandteile des Zellleibes gezeitigt: so bei der Analyse von anorganischen Abscheidungen (z. B. Skeletten) und von organischen Exkretionskristallen der Protozoen. Die Untersuchung der eigentlichen lebenden Bestandteile ist infolge der geringen Kenntnisse über die chemische Natur der sie zusammensetzenden organischen Verbindungen zurückgeblieben. Immerhin haben die mikrochemischen Reaktionen gezeigt, daß die morphologisch unterscheidbaren Bestandteile der lebenden Substanzen auch in ihrer chemischen Zusammensetzung voneinander abweichen müssen. Die Methoden, welche zur Differenzierung der einzelnen Substanzen angewandt wurden, bestanden in der Untersuchung ihres Verhaltens gegenüber Säuren, Alkalien, Salzlösungen etc., und zwar ihres morphologisch sich darstellenden Verhaltens im mikroskopischen Bilde. Dadurch ergab sich weder eine Analyse der Substanzen, noch eine Vereinigung mit bekannten Komponenten zu neuen Substanzen von bekannten Eigenschaften, sondern es resultierte nur eine Charakterisierung der einzelnen Substanzen nach ihren Fällungs-, Löslichkeitsreaktionen etc. Dabei verhält sich der Kern in der Hauptmasse seiner Substanzen abweichend vom Körperplasma.

Als besonders charakteristische mikrochemische Reaktion hat sich das Verhalten gegenüber der künstlichen Verdauung erwiesen. Bei künstlicher Magensaftverdauung (Verdauung in Pepsin-Salzsäure), ebenso bei Einwirkung von Trypsin, lösen sich alle geformten Kernbestandteile bis auf jene stärkst lichtbrechenden Körper (Chromatingebilde), welche wir oben als auffallendste Kernbestandteile erwähnten. Dagegen werden diese letzteren in konzentrierten Mineralsäuren, in verdünnten Alkalien, Calciumkarbonat und Natriumphosphat aufgelöst. Umgekehrt werden gewisse ebenfalls stark lichtbrechende Substanzen, welche besonders häufig in Kugelform in den Kernen enthalten sind (Nukleolen), von pepsin- oder trypsinhaltigem Verdauungssaft aufgelöst; dagegen bleiben sie in Kalilauge, 1—3-proz. Essigsäure etc. ungelöst.

Da nun Miescher nachgewiesen hat, daß unter den Eiweißsubstanzen die Nukleïne im Gegensatz zu anderen Proteïnen und Proteïden in Magensaft unlöslich sind, da ferner Nukleïne den Hauptbestandteil der fast nur aus Kernsubstanz bestehenden Köpfe von Spermatozoen bilden, so vermutet man, daß die Inhaltskörper der Kerne zum großen Teil aus Nukleïnen bestehen.

Da gerade bei den Protozoen die mikrochemischen Reaktionen von Protoplasma und Kern wenig methodische Bearbeitung gefunden

1) Vgl. hierzu das Kapitel über Technik der Protozoenuntersuchung.

haben, mögen diese kurzen Bemerkungen genügen, welche zeigen sollen, daß wir von einer chemischen Analyse der für das Leben wichtigsten Substanzen weit entfernt sind, daß uns aber diese Reaktionen bei der Unterscheidung der einzelnen Substanzen sehr wesentlich unterstützen. Eingehendere Forschungen dieser Art, gerade an Protozoen, wären sehr erwünscht und versprechen wichtige Aufschlüsse.

Die Färbungsmethoden sind in ihrer großen Mehrzahl nicht als mikrochemische Reaktionen zu betrachten. Indem die einzelnen Bestandteile von Zelle und Protoplasma je nach der Dichtigkeit ihrer Struktur einen aufgenommenen Farbstoff verschieden intensiv zurückhalten, wird durch die Färbung die Verschiedenheit der auch in ungefärbtem Zustand unterscheidbaren Bestandteile für unser Auge verstärkt. Doch scheint eine Anzahl von Färbungen immerhin auf chemischen Prozessen zu beruhen.

Wahrscheinlich auf rein physikalischer Grundlage beruht die Färbung mit Boraxkarmin, Delafieldschem Hämatoxylin, Heidenhainschem Eisenhämatoxylin und vielen Anilinfarbstoffen.

Da diejenigen Kernbestandteile, in denen man nach den mikrochemischen Reaktionen Nukleïne vermutet, sich mit saurer Lösung von Methylgrün stark grün färben, da ferner Miescher nachgewiesen hat, daß dieser Farbstoff mit Nukleïnsäure unlösliche grüne Salze bildet, so hat man Methylgrün für ein spezifisches Reagens auf Nukleïne gehalten. Doch ist die Reaktion nicht sicher und in vielen Fällen sehr schwach.

Ebenso ist die von List angegebene Berlinerblau-Reaktion, welche die mit Methylgrün nicht färbbaren geformten Kernbestandteile zum Teil differenzieren sollte, eine bei Protozoen noch nicht viel versuchte und erprobte Reaktion.

Es scheint mir auch keine berechtigte Forderung zu sein, daß wir in jedem Moment die gleichen morphologischen Bestandteile durch die gleiche chemische Reaktion als identisch nachweisen können. Vielmehr scheint mir die Hypothese Berechtigung zu haben, daß die verschiedenartigen Bestandteile von Plasma und Kern, auf deren Wechselwirkung die Lebenserscheinungen beruhen, einem unablässigen Wechsel unterworfen sind. Chemische Reaktionen, Ortswechsel der einzelnen Substanzen, Austausch von solchen, Aenderung des Mischungsverhältnisses und damit der relativen Dichte müssen unablässig vor sich gehen. Damit stimmt die Beobachtung überein, daß die gleichen morphologischen Bestandteile des Protozoenkernes sich in verschiedenen Entwicklungsstadien des gleichen Tieres in chemischer und färberischer Reaktion verschieden verhalten können, und daß umgekehrt verschiedenartige Bestandteile zuzeiten gleichartig reagieren können.

Immerhin können wir mit Hilfe der mikrochemischen Reaktionen und der Färbungen die nämlichen drei Substanzen am Protozoenkern unterscheiden, welche wir am lebenden und am abgetöteten, aber ungefärbten Objekt schon erkannten, ja wir sind sogar imstande, festzustellen, daß in den stärkst lichtbrechenden Bestandteilen der Kerne zwei verschiedene, fast stets gleichzeitig vorkommende Substanzen auseinandergehalten werden müssen.

Wir unterscheiden demnach an den Protozoenkernen folgende regelmäßig wiederkehrende Bestandteile, wobei wir nochmals hervor-

heben, daß es sich nur um morphologisch definierte Bestandteile handelt[1]):

1) Die Kerngerüstsubstanz (vielfach als Linin oder Achromatin bezeichnet).
2) Das Kernenchylema (vielfach als Kernsaft bezeichnet).
3) Das Chromatin (vielfach als Nukleïn bezeichnet, oder mit diesem identifiziert).
4) Die Nukleolarsubstanz (vielfach als Plastin ohne Absicht der Identifizierung mit solchem, auch als Paranukleïn oder Pyrenin bezeichnet).

1) Die Kerngerüstsubstanz oder das Achromatin gleicht in vieler Beziehung der Gerüstsubstanz des Zellprotoplasmas. Aussehen in lebendem oder konserviertem Zustand, mikrochemische Reaktionen und Färbbarkeit sind sehr ähnlich. Sie gerinnt wie diese bei der Behandlung mit den üblichen Konservierungsmitteln. Sie wird bei Pepsinsalzsäureverdauung rasch gelöst. Die Gerüstsubstanz der Kerne speichert die üblichen (basischen) Kernfarbstoffe in sehr geringem Grade, vielfach gar nicht, daher die Bezeichnung als Achromatin; dagegen färbt sie sich gut mit sauren Farbstoffen.

Von der Gerüstsubstanz des Zellprotoplasmas ist diejenige des Kernes in der Regel in auffälliger Weise durch den Mangel aller gröberen Einschlüsse von Nahrungspartikeln, Stoffwechselgranulationen, Fetttropfen, Exkretkristallen etc. unterschieden.

Kernmembran. Bei vielen Protozoenkernen kann man erkennen, daß Kernmembran und Kerngerüstsubstanz kontinuierlich ineinander übergehen und sich im gesamten Verhalten kaum voneinander unterscheiden. In anderen Fällen sehen wir die an der äußersten Peripherie sehr deutlich sich unterscheidende Substanz der Kernmembran nach innen graduell ganz allmählich in die Substanz des Kerngerüstes übergehen, so daß nach außen wohl eine scharfe Grenze besteht, nach innen aber nicht. Und schließlich gibt es doppeltkonturierte Kernmembranen, welche, nach innen und außen scharf abgegrenzt, sich in ihrer ganzen Substanz und wohl auch in ihrem Aggregatzustand von der Kerngerüstsubstanz deutlich unterscheiden. — Wir sind also wohl zu der Annahme berechtigt, daß ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie wir sie früher (S. 11) für die äußersten Schichten des Protoplasmaleibes der Protozoenzellen kennen lernten und wie wir sie später noch im einzelnen zu erörtern haben werden: daß nämlich sowohl Fälle von vollständigem Mangel einer eigentlichen Membran, als auch Fälle von sehr ausgesprochener Membranbildung vorkommen, daß diese Extreme aber durch alle Uebergänge miteinander verbunden sind.

2) Das Kernenchylema oder der Kernsaft ist sowohl in den feinen Alveolarräumen der Gerüstsubstanz, als auch in den größeren Vakuolen, welche diese umschließen kann, enthalten. Es ist eine meist klare, farblose, wässerige Flüssigkeit, welche bei der Behandlung mit den üblichen Konservierungsmitteln nicht gerinnt und deren Bestandteile bei der Behandlung mit Wasser oder schwachem Alkohol in der Regel ausgezogen werden.

1) Deshalb vermeide ich auch solche in wissenschaftlichen Arbeiten und Lehrbüchern viel angewandten Ausdrücke wie Plastin und Nukleïn, welche von den Autoren immer wieder für nur morphologisch charakterisierbare Kernbestandteile angewandt werden, während sie in der Literatur für ganz bestimmte, gut definierte chemische Verbindungen festgelegt sind.

Somit stellen sich die von ihm erfüllt gewesenen Räume im regelrecht konservierten Präparat als ungefärbte Räume dar, welche von dem Medium erfüllt sind, in welchem man das Objekt untersucht.

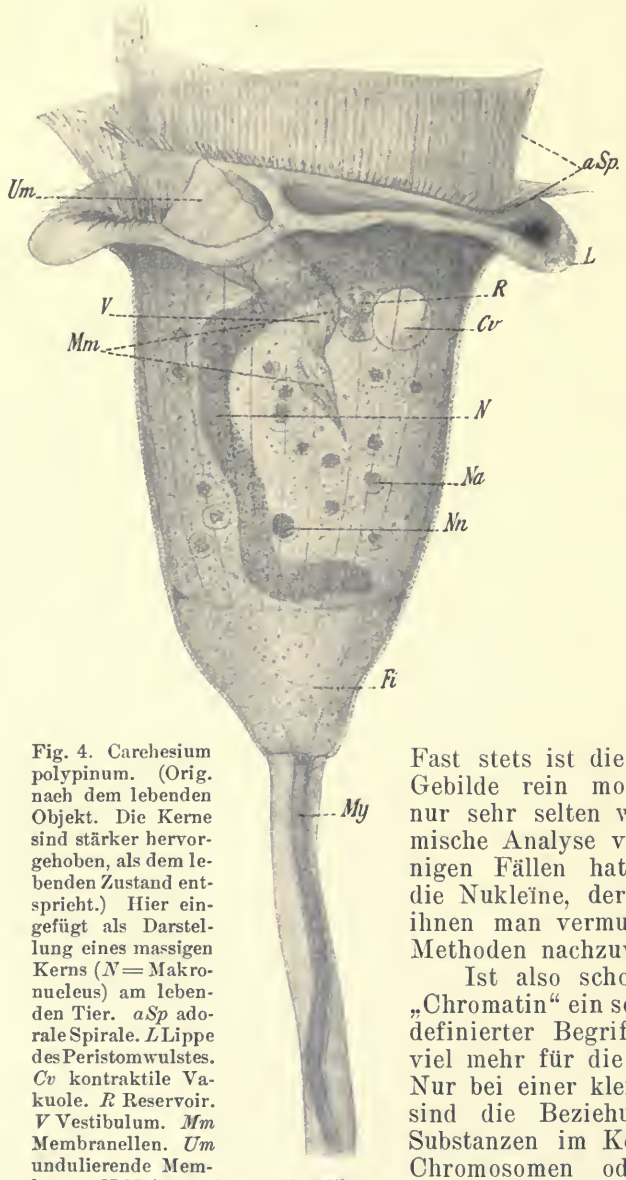



Fig. 4. Carchesium polypinum. (Orig. nach dem lebenden Objekt. Die Kerne sind stärker hervorgehoben, als dem lebenden Zustand entspricht.) Hier eingefügt als Darstellung eines massigen Kerns (*N* = Makronucleus) am lebenden Tier. *aSp* adorale Spirale. *L* Lippe des Peristomwulstes. *Cv* kontraktile Vakuole. *R* Reservoir. *V* Vestibulum. *Mm* Membranellen. *Um* undulierende Membran. *N* Makronucleus. *Nn* Mikronucleus. *Na* Nahrungsvakuolen. *Fi* Fibrillen. *My* Fibrillenbündel des Stieles.

Bei manchen Konservierungsmethoden treten aber auch im Kernenchylema Fällungen in Form von Granulationen auf, welche zum Teil auch Farbstoffe annehmen.

3) Chromatin ist ein Begriff, der nach Beobachtungen an Metazoenzellkernen gebildet worden ist. Man bezeichnet jetzt als Chromatin die Chromosomensubstanz, worunter man die Stoffe versteht, welche am Aufbau der Chromosomen beteiligt sind, wenn diese z. B. vor der Kernteilung sich aus dem Kernnetz herausdifferenzieren.

Fast stets ist die Untersuchung dieser Gebilde rein morphologisch gewesen, nur sehr selten wurde eine mikrochemische Analyse versucht. Nur in wenigen Fällen hat man unternommen, die Nukleïne, deren Vorhandensein in ihnen man vermutet, durch chemische Methoden nachzuweisen.

Ist also schon bei den Metazoen „Chromatin“ ein schwankender, ungenau definierter Begriff, so gilt das noch viel mehr für die Kerne der Protozoen. Nur bei einer kleinen Reihe von Arten sind die Beziehungen der färbbaren Substanzen im Kern zum Aufbau von Chromosomen oder chromosomenähnlichen Bildungen erforscht. Die meisten Autoren bezeichnen ohne Kritik jegliche färbbare Substanz als Chromatin, so daß wir sicher sein können, daß unter diesem Namen Kernbestandteile von sehr verschiedener chemischer Zusammensetzung und ebenso verschiedener morphologischer Anordnung und Bedeutung zusammengefaßt werden.

Das sogenannte „Chromatin“ der Protozoenkerne stellt in der Mehrzahl der Fälle die Gesamtheit der stark färbbaren Substanzen in ihnen dar. Solche können in den Protozoenkernen in sehr verschiedenen Formen und Mengenverhältnissen enthalten sein. In der Regel stellen sie die Hauptmasse der schon an den lebenden oder frisch abgetöteten Kernen sichtbaren, stärkst lichtbrechenden Körper dar. Die färbbare Substanz unterscheidet sich von den übrigen Kernbestandteilen durch ihre dichte Beschaffenheit, welche sie bald als außerordentlich zähflüssig, bald als kolloidal starr erscheinen läßt. Meist färben sich die aus ihr bestehenden Körper am stärksten in den Lösungen der üblichen (basischen) Kernfarbstoffe und halten bei der Einwirkung von Flüssigkeiten, in denen diese Farbstoffe löslich sind, sie am zähesten zurück. Verdauungsversuche, welche nach den oben angeführten Erfahrungen am Metazoenkern geeignet wären, Aufklärung über die chemische Zusammensetzung dieser färbbaren Substanzen zu geben, sind an Protozoenkernen noch kaum unternommen worden.

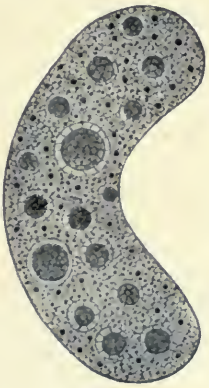


Fig. 5.

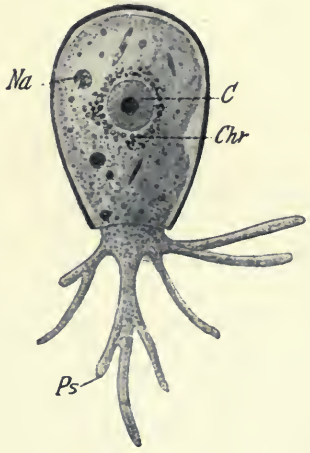



Fig. 6.

Fig. 5. Bruchstück des Hauptkerns von Epistylis plicatilis (Ehrb.) mit wabigem Bau der Grundsubstanz, fein verteiltem Chromatin und größeren Nukleolen, konserviert und gefärbt. (Nach O. Schröder.)

Fig. 6. Cryptodifflugia oviformis Pen. Rhizopod mit bläschenförmigem Kern. *C* Binnenkörper. *Chr* Chromidialmasse. *Na* Nahrung. *Ps* Pseudopodien. (Orig. nach dem lebenden Objekt.)

Während manche Protozoenkerne sehr „chromatin“-arm sind, z. B. die einiger Thalamophoren, sind andere sehr „chromatin“-reich, z. B. die Hauptkerne der Infusorien. Im allgemeinen sind bläschenförmige Kerne relativ „chromatin“-arm, massige Kerne stets sehr „chromatin“-reich.

In den massigen Kernen kommt das „Chromatin“ in Form von kleinen Kugeln und Granulationen vor, welche in der Größe nicht sehr voneinander abweichen, und welche in den Knotenpunkten der Gerüstsubstanzalveolen liegen. Dadurch erhalten solche Kerne ein sehr charakteristisches, fein punktiertes Aussehen (vgl. Fig. 4 u. 5).

Der Bau der bläschenförmigen Kerne kann sehr verschiedenartig sein. Weit verbreitet ist der Typus des Bläschens mit großer Zentralkugel. Das kugelige Bläschen (s. Fig. 6) besitzt außer einer der Kernwand anliegenden Gerüstsubstanz und einer Anzahl meist relativ großer Kernsaftvakuolen färbbare Substanz in zweierlei Anordnung: 1) fein verteilt in der wandständigen Gerüstsubstanz und 2) massig angehäuft in einem großen kugeligen Klumpen, welcher meist in der Mitte des Kernbläschens im Kernsaft schwebt, mit der wandständigen Gerüstsubstanz durch mehrere Stränge dieser Substanz verbunden. Statt als Zentralkugel kann die färbbare Substanz auch in Form eines verästelten oder zerteilten Gebildes vorhanden sein. Es werden auch Formen des bläschenförmigen Kerns beschrieben, bei denen die Zentralkugel in einer von Gerüstsubstanz freien Kernsaftvakuole schweben soll.

In anderen Fällen ist ein verschieden geformtes Netzwerk von Gerüstsubstanz vorhanden, welches größere und kleinere Kernsaftvakuolen umschließt, und in welchem die färbbare Substanz in verschieden geformten und verschieden großen Brocken oder Strängen angeordnet ist. Seltener sind die Klumpen der färbbaren Substanz wandständig, während das Innere des Kernes von Gerüstsubstanz und Kernsaft erfüllt ist. Neuere Untersuchungen lassen es zweifelhaft erscheinen, daß die färbbare Substanz der Binnenkörper mit dem Chromatin zu identifizieren ist. Vielmehr scheint sie in vielen Fällen der Nukleolarsubstanz zu entsprechen.

4) Die Nukleolarsubstanz unterscheidet sich vom Chromatin durch das Verhalten gegen Kernfarbstoffe und die mikrochemischen Reaktionen. Sie färbt sich zwar ebenfalls mit ersteren, aber in schwächerem Maße, und nimmt stets einen deutlich abweichenden Farbton an; sie färbt sich stark mit sauren Farbstoffen. Bei Protozoen speziell haben neuere Untersucher sie stets mit Hämatoxylin, besonders Eisenhämatoxylin nach Heidenhain stark färbbar gefunden. Bei künstlicher Magensaftverdauung quillt sie auf und wird gelöst, während das Chromatin erhalten bleibt. In Alkalien ist sie schwer löslich, jedenfalls viel schwerer als das Chromatin.

In den Kernen der Protozoen tritt die Nukleolarsubstanz entweder in Form gesonderter Kugeln und Brocken auf, welche im Kerninnern an verschiedenen Stellen der Gerüstsubstanz eingelagert sein können (Fig. 5), oder — und das ist die häufigere Erscheinung — sie ist mit dem Chromatin eng verbunden und zeigt infolgedessen die gleiche Anordnung wie dieses. Ist die Nukleolarsubstanz in gesonderten Gebilden vorhanden, so bezeichnet man diese als echte Nucleoli; bestehen die größeren färbbaren Einschlüsse des Kernes sowohl aus Nukleolarsubstanz als auch aus Chromatin, so nennt man sie Amphinucleoli.

Bei gewissen Zuständen der Zelle können die beiden färbbaren Substanzen, Chromatin und Nukleolarsubstanz, sich sehr deutlich voneinander sondern.

## II. Der morphologische Aufbau der Protozoenkerne.

Infolge ihrer verschiedenartigen äußeren Umrisse und infolge der verschiedenartigen räumlichen Verteilung und Anordnung der sie aufbauenden Substanzen bieten die Kerne der Protozoen sehr mannigfache Bilder dar. Die im nachfolgenden Abschnitt gekennzeichneten

Typen können die Mannigfaltigkeit des Kernbaues, welche bei den Protozoen eine außerordentlich große ist, bei weitem nicht erschöpfen. Sie geben uns nur die einheitliche Grundlage und die Terminologie für die in den späteren Kapiteln folgenden Einzelbeschreibungen. Die Verschiedenartigkeit im Kernbau ist bei den einzelnen Abteilungen der Protozoen so groß, daß es sich als geeigneter erwies, die wichtigsten Kernformen im speziellen Teil im Zusammenhang mit der Darstellung der Gesamtorganisation der betreffenden Formen und mit den Fortpflanzungserscheinungen zu behandeln. Das empfahl sich auch deswegen, weil viele Kerntypen noch zu wenig erforscht sind, um eine vollkommene Homologisierung ihrer Bestandteile mit denjenigen der gut erforschten Formen zu erlauben.

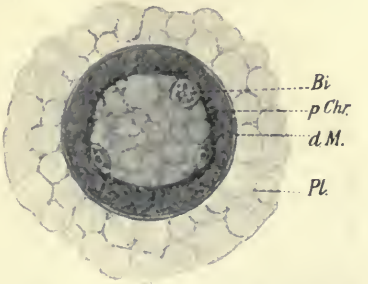



Fig. 7. Kern von Amoeba blattarum Bütschli. (Orig. nach einem Präparat von Elmassian.) Bläschenförmiger Kern mit starker doppelt konturierter Membran. *Bi* Binnenkörper. *p Chr* peripheres Chromatin. *d M* doppelt konturierte Membran. *Pl* umgebendes Plasma.

## A. Die massigen Kerne.

Die massigen Kerne treten auf entweder als kompakte Scheiben von kreisförmigem, ovalem oder leicht gelapptem Umriß oder sie können kugelförmig, oval, ellipsoidisch sein; nicht selten finden sich bei den Ciliophoren wurst-, band-, strangförmige, hirschgeweihartig oder

Fig. 8.

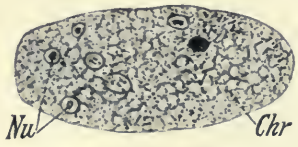



Fig. 9 A.

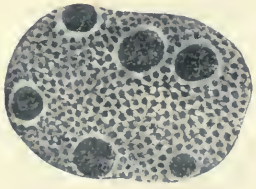


Fig. 9 B.

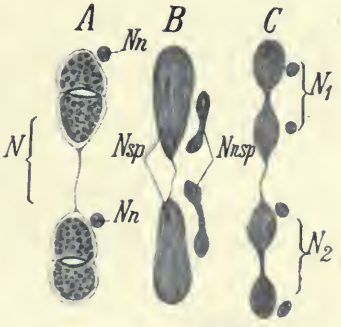



Fig. 10.

Fig. 8. 2 Kernglieder (*Gl*) des rosenkranzförmigen Kerns von Stentor coeruleus. *V* Verbindungsstrang zwischen den Gliedern. (Orig.)
Fig. 9. A Kern von Noctiluca miliaris. *Nu* Nukleolen. *Chr* Chromatin. (Nach Doflein.) B Kern von Ceratium tripos. (Nach Jollos.)
Fig. 10. Kern von Stylonychia mytilus. A In ruhendem Zustand. B und C Teilungsstadien. *N* Hauptkern. *Nn* Nebenkern. *Nsp, Nnsp* beider Teilungsspindeln. (Nach Bütschli.)

baumähnlich verzweigte Kerne. Sie zeichnen sich alle fast stets durch die gleichmäßige, dichte Anordnung der Substanzen in ihrem Innern aus (Fig. 8). Zwischen dem fein verteilten, auf dem Kerngerüst

gleichmäßig angeordneten Chromatin finden sich bisweilen Nukleolen von verschiedener Form und Größe in regelloser Anordnung (Fig. 9). Solche Kerne erscheinen meist mit Kernfarbstoffen sehr gleichmäßig stark gefärbt, wobei besonders bei den verästelten Kernen nicht selten die peripheren Partien sich intensiver färben als die zentralen.

Oft zeigt sich die äußerste Hüllschicht der Kerne relativ dicht und fest gebaut, ohne daß man jedoch in den meisten Fällen von einer distinkten Kernmembran sprechen kann.

Manche Ciliatenkerne zeigen trotz des im allgemeinen massigen Baues eine ziemlich weitgehende Differenzierung, welche sie trotz ihrer aberranten Formen in mancher Beziehung den bläschenförmigen Kernen nähert. Es sind dies Kerne, in welchen Partien mit dichterem und weniger dichtem Bau in eigentümlich regelmäßiger Weise miteinander vereinigt sind. Als Beispiel bilde ich den Kern von Stylonychia mytilus ab, welcher aus zwei ellipsoidischen, durch einen feinen Verbindungsfaden verknüpften Hälften besteht (Fig. 10 A). Jede dieser Hälften ist durch einen eigenartigen Spalt wieder in zwei Hälften zerlegt. Der Kern hat eine ziemlich dicke Membran, ein achromatisches Gerüst und auf diesem relativ große, regelmäßig verteilte Chromatinpartikel.

## B. Die bläschenförmigen Kerne.

Die bläschenförmigen Kerne sind fast stets kugelig, manchmal linsenförmig, ellipsoidisch etc. Stets ist aber der Umriß ein sehr einfacher. Vielfach ist eine deutliche Kernmembran vorhanden, welche in manchen Fällen doppelt konturiert und von beträchtlicher Dicke ist.

Trotz großer Fortschritte, welche die letzten Jahre gebracht haben, ist sogar die rein morphologische Erforschung der Protozoenkerne nicht hinreichend gefördert, um die vielfältigen Erscheinungen in ein rationelles System bringen zu können. Daher ist die folgende Gruppierung nur als provisorischer Versuch der Anordnung zu beurteilen. — Wir unterscheiden:

### 1. Kerne ohne zentralen Binnenkörper.

Das Kerngerüst solcher Kerne ist meist frei von Chromatin oder doch arm an solchem. Das Chromatin findet sich in mehreren

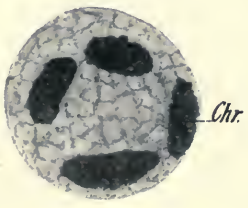



Fig. 11.

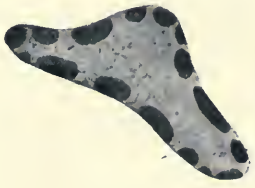


Fig. 12.

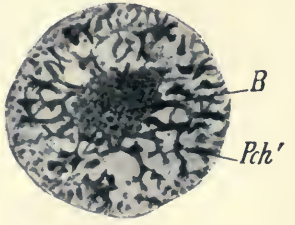



Fig. 13.

Fig. 11. Kern von Pelomyxa binucleata Gr. *Chr* Chromatinklumpen. (Orig.)
Fig. 12. Kern von Polystomella crispa. Form bedingt durch die Wanderung im Plasma. (Orig.)
Fig. 13. Kern von Aulacantha scolymantha. *B* binnenkörperartiger Amphinucleolus. *Pch* peripheres Chromatin. (Nach Borgert.)

Klumpen angehäuft, welche entweder peripher an der Kernmembran gelagert (Foraminiferen: Polystomella etc., Fig. 12) oder regellos im Innern des Kernes verteilt sind (so z. B. bei Pelomyxa binucleata Gr., Fig. 11). Diese Chromatinanhäufungen sind als Amphinucleoli zu bezeichnen; auch kommen in solchen Kernen echte Nukleolen vor.

## 2. Kerne mit zentralem Binnenkörper.

Die Mehrzahl der bläschenförmigen Kerne bei Protozoen bietet das in Fig. 6 dargestellte typische Bild, indem der mehr oder weniger ausgesprochene kugelige Kern in seinem Zentrum eine stark lichtbrechende Kugel zeigt, welche wir mit dem indifferenten Namen Binnenkörper bezeichnen. Diese Binnenkörper, welche bald ein sehr homogenes tropfenartiges Aussehen haben, bald einen deutlich wabigen oder retikulären Bau zeigen, scheinen sowohl in ihrer Substanz als auch in ihrem Verhalten bei den mannigfachen Erscheinungen des Zelllebens sehr große Verschiedenheiten bei den verschiedenen Arten aufzuweisen.

### a) Kerne mit zentralem Amphinucleolus.

Manche bläschenförmigen Kerne zeigen im pheripheren Teil des ziemlich gleichmäßigen Kerngerüstes gar kein Chromatin. Letzteres ist vielmehr in seiner Gesamtheit gemeinsam mit der Nukleolarsubstanz in einem zentralen Amphinucleolus angesammelt. Dieser ist sehr häufig kugelig oder annähernd kugelig (z. B. bei Arcella, Fig. 22), manchmal scheiben- oder linsenförmig. In anderen Fällen ist er lappig, nieren-, bandförmig, oder auch stark verzweigt (z. B. bei Actinosphaerium, Fig. 14 A). Meist sind Nukleolarsubstanz und Chromatin in inniger Durchmischung vorhanden, in anderen Fällen lassen sich bei geeigneter Präparation beide Substanzen nebeneinander nachweisen, z. B. bei Actinosphaerium in den ruhenden Kernen freilebender Tiere (Fig. 14 A und B).

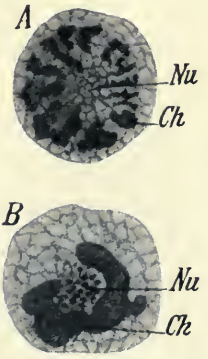



Fig. 14 A und B.

Fig. 14 A und B. Kerne von Actinosphaerium Eichhorni. A Mit verzweigtem, B mit kompaktem Amphinucleolus. In beiden Amphinukleolen *Ch* Chromatin und *Nu* Nukleolarsubstanz deutlich getrennt. (Nach R. Hertwig.)

Fig. 15.

Fig. 15. Bläschenförmiger Kern mit zentralem Amphinucleolus von Coccidium Schubergi. (Nach Schaudinn.)

Bei manchen Formen ist außer einem solchen Amphinucleolus auch noch mehr oder weniger reichliches Chromatin in den peripheren Partien des Kernes vorhanden, so z. B. in dem Kern von Aulacantha, bei welchem die Hauptmenge des Chromatins auf dem Kerngerüst peripher verteilt ist (Fig. 13).

In manchen Zuständen der Zelle werden die Umrisse dieser Amphinucleoli undeutlich, da Chromatin und Nucleolarsubstanz aus ihnen in andere Teile des Kernes übertreten.

### b) Kerne mit Karyosomen.

Unter einem Karyosom verstehen wir einen meist zentral gelegenen, scharf abgegrenzten, konstanten Kernbestandteil, welcher bei der Kernteilung durch charakteristische Teilungsvorgänge zwei ihm entsprechende Tochterbildungen liefert.

Der das Karyosom umgebende Kernteil wird meist als der Außenkern bezeichnet. Er kann das ganze Chromatin des Kernes enthalten, wie z. B. im Fall des „homogenen" Karyosoms (s. unten). Aber auch wenn „Chromatin" im Karyosom enthalten ist, kann sich scheinbar solches auch im Außenkern finden. Es kann also im Außenkern vorhanden sein oder fehlen. Es sind sogar Fälle beschrieben worden, in denen der Außenkern nur aus Zellsaft bestehen soll; in manchen Fällen soll sogar eine distinkte Kernmembran fehlen. Meist ist aber eine solche vorhanden und das Karyosom ist mit ihr durch ein Kerngerüst verbunden, welches aus einer kontinuierlichen Schaummasse oder aus mehr oder weniger radiär gestellten durch Kernsaftvakuolen getrennten Strängen bestehen kann. Das periphere „Chromatin" kann in dichter Masse, in feinsten Granulationen (Amoeba proteus), oder in größeren Klumpen (Chilodon, Amoeba nobilis u. a.) angeordnet sein. Es muß aber an dieser Stelle nochmals nachdrücklich hervorgehoben werden, daß der Chromatinbegriff von der großen Mehrzahl der Autoren ohne Kritik angewandt wird, und daß keine Beweise gegeben sind, welche eine Homologisierung all der verschiedenen in diesen Kernformem als Chromatin bezeichneten Substanzen gestatten. Sie sind hier nur provisorisch mit diesem Namen bezeichnet, um eine Orientierung in den Arbeiten der Autoren zu ermöglichen.

Wir unterscheiden zwei Haupttypen von Karyosomen:

α) homogene Karyosome,

β) kernähnliche Karyosome.

#### α) Homogene Karyosome.

In manchen Protozoenkernen kommen Karyosome vor, welche als homogene Kugeln im Innern des bläschenförmigen Kernes liegen. Sie machen den Eindruck, als bestünden sie nur aus einer einzigen Substanz, so bei Trypanosoma (Fig. 29) und Vahlkampfia (Fig. 16), oder besitzen einige Vakuolen, wie bei Euglenaarten. Bei der Teilung erhält sich die Homogenität ihrer Substanz, sie nehmen Hantelform an und scheinen unter Quellung ihrer Substanz manchmal eine Stemmwirkung auf die Substanz des Außenkerns auszuüben; sie wurden daher von manchen Autoren für Teilungsapparate der betreffenden Kerne erklärt; doch scheint es sich meist um eine sekundäre Wirkung zu handeln. In manchen Fällen treten neben ihnen Centriolen auf, welche vielleicht zeitweise in ihnen gelegen sein können. — In allen genauer untersuchten Fällen erwiesen sich diese homogenen Karyosome als chromatinfrei und färbten sich einheitlich nach Art achromatischer Substanzen.

#### β) Kernähnliche Karyosome.

Wir bezeichnen als kernähnlich solche Karyosome, welche alle am Aufbau von Kernen beteiligten Substanzen zu enthalten scheinen, also Gerüstsubstanz, Chromatin, Nukleolarsubstanz und Kernsaft. Sie bieten vielfach auch morphologisch das Bild eines Kernes im Kerne.

Wir könnnen im allgemeinen drei Typen von solchen kernähnlichen Binnenkörpern unterscheiden:

1) massige Karyosome,
2) bläschenförmige Karyosome,
3) Centriol-Karyosome.

### 1) Massige Karyosome.

Diese können ähnlich wie massige Kerne einen sehr dichten Bau besitzen, wobei man immerhin färbbare Granulationen von einer Grundmasse unterscheiden kann. In manchen Fällen bilden sie eine fast ganz homogene Masse, bei der wir mit unsern Hilfsmitteln die Zusammensetzung aus verschiedenen Substanzen nicht nachweisen können, obwohl wir sie vielfach aus dem Verhalten bei der Teilung erschließen müssen, während deren wir verschiedene Substanzen in ihnen sich sondern sehen.

### 2) Bläschenförmige Karyosome.

Der Binnenkörper selbst zeigt eine membranartige Außenschicht, ein retikuläres Gerüst und auf diesem fein verteilt in Form von Granulen Nukleolarsubstanz und Chromatin (Fig. 17). Wahrscheinlich ist die Gerüstsubstanz übereinstimmend mit derjenigen des eigent-

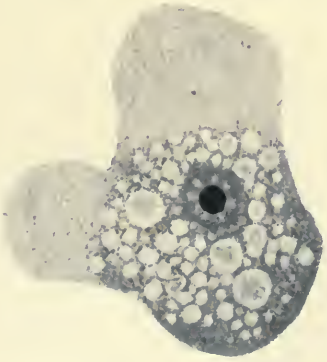


Fig. 16.

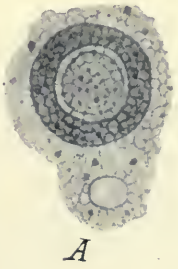



Fig. 17.

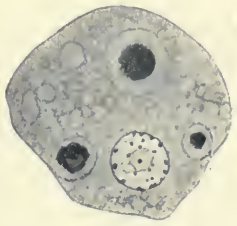


Fig. 18.

Fig. 16. Vahlkampfia bistadialis Puschk. im Amöbenstadium. Kern bläschenförmig mit homogenem Binnenkörper und vakuolisiertem Außenkern. Vergr. 1500. (Nach Kühn und Wasielewski.)

Fig. 17. Kern von Amoeba crystalligera Gr. mit kernartigem Binnenkörper. (Nach Schaudinn.)

Fig. 18. Entamoeba africana Hartm. Ganzes Tier; im Kern ist der Binnenkörper mit seinem Centriol erkennbar. (Nach Hartmann und Prowazek.)

lichen Kerngerüstes, so daß diese Binnenkörper sowohl in ihrem morphologischen Aufbau als auch in den sie zusammensetzenden Substanzen vollkommen mit Kernen übereinstimmen. Es existieren alle Uebergänge zwischen solchen Kernen mit blächenförmigem Binnenkörper, bis zu solchen, bei denen er massig und schließlich vollkommen homogen erscheint.

### 3) Centriol-Karyosome.

Sowohl die Kerne mit Amphinucleolus als auch diejenigen mit kernähnlichem Binnenkörper zeigen oft einen Bau, der theoretisch von besonderer Bedeutung ist. Viele neuere Untersucher haben in den Binnenkörpern ein zentrales Korn nachgewiesen, welches angeblich vor der Teilung des Kernes sich teilt und in seinem ganzen Verhalten an ein Centrosoma oder richtiger das Centriol eines Metazoencentrosoms erinnert. Hartmann und seine Schüler, welche Centriolen bei Protozoen aus allen möglichen Gruppen nachgewiesen haben, glauben, daß Binnenkörper mit Centriolen bei den niederen Protozoen allgemein und auch sonst in diesem Stamm weit verbreitet sind. Hartmann definiert auf Grund seiner Erfahrungen ein Karyosom als einen Binnenkörper mit Centriol.

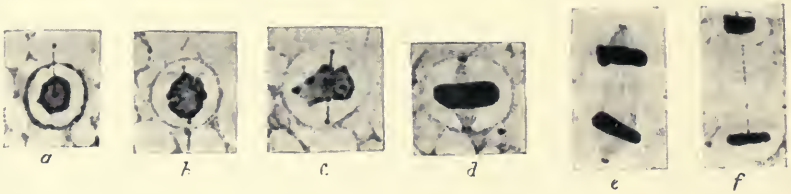



Fig. 19. Karyosomkern von Spongomonas uvella und die Phasen seiner Teilung. (Nach Hartmann und Chagas.)

Karyosomkerne können nach Hartmanns Annahme sehr verschiedene Organisationsstufen erreichen. Im einfachsten Falle schwebt das Karyosom in einer Zone von Kernsaft und enthält den Gesamtvorrat des Kernes an Chromatin und Nukleolarsubstanz.

Eine höhere Stufe ist repräsentiert, wenn der periphere Raum zu einem „Außenkern“ umgestaltet ist, indem er Chromatin und Gerüstsubstanz enthält. Der Außenkern ist gegen das Zellplasma durch eine Kernmembran abgegrenzt. Von diesem Typus werden nun weitere Formen unterschieden, bei denen in dem dicht strukturierten Karyosom ein Centriol kaum oder gar nicht erkennbar ist. Da es durch sogenannte „zyklische Veränderungen“ in manchen Karyosomen, in denen es normalerweise vorhanden ist, vorübergehend verdeckt werden kann, so nimmt Hartmann an, daß es in allen solchen dicht strukturierten Karyosomen nur verdeckt sei. Und schließlich nimmt er an, daß die massigen Kerne ähnlichen Vorgängen ihren Ursprung verdanken, indem auch hier die in großen Mengen auftretenden Chromatinkörnchen das vorhandene Centriol nicht sichtbar werden lassen.

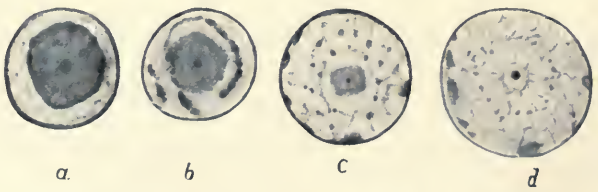



Fig. 20. Sogenannte „zyklische“ Veränderungen am Karyosom des Kernes von Entamoeba dysenteriae C. u. L. Das Karyosom ist bald reich an färbbarer Substanz (a u. b), bald arm an solcher (c u. d). (Nach Hartmann.)

Unter „zyklischen Veränderungen“ am Karyosom versteht Hartmann Vorgänge, wie sie bei Centrosomen nachgewiesen worden sind, welche darin bestehen, daß in regelmäßigem Wechsel um das Centriol dichte Massen färbbarer Substanz auftreten, um dann gleichsam zentrifugal abzufließen, worauf sie dann im Zentrum

wieder erneuert werden (vgl. Fig. 20). Nach Siedlecki sind derartige Vorgänge zum Teil durch Ernährungszustände der Zelle bedingt (vgl. Fig. 21).

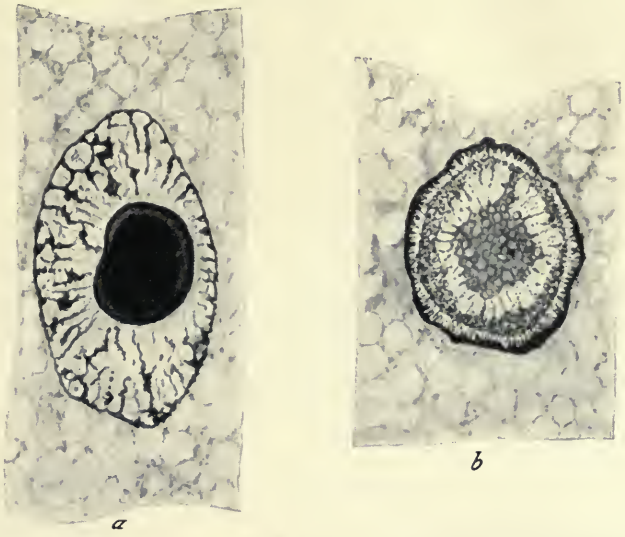



Fig. 21. Kern von Caryotropha Mesnili. a und b zwei verschiedene Zustände des Karyosoms, welche durch trophische Einflüsse bedingt sind. (Nach Siedlecki aus Hartmann.)

Schließlich nimmt Hartmann als weiteren Typus die „Pseudokaryosomkerne" an, deren Karyosom zwar auch ein Centriol enthält; letzteres tritt aber vor den Teilungen aus dem vegetativen Hauptteil des Karyosoms aus, welches zugrunde geht. Nach vollendeter Teilung wächst das Centriol wieder zu einem vollständigen „Karyosom" resp. „Pseudokaryosom" heran (Fig. 22).

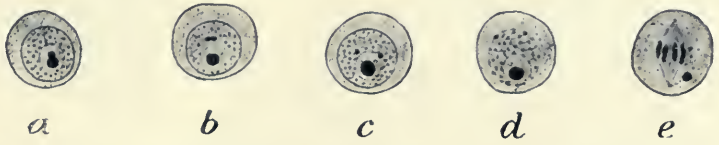



Fig. 22. Pseudokaryosomkern von Myxobolus Pfeifferi. a—e Teilungsstadien, in deren Verlauf das Centriol aus dem Karyosom austritt, während letzteres zugrunde geht. (Nach Keysselitz aus Hartmann.)

Ihre Ergänzung finden diese Vorstellungen durch die Annahme, daß diese einfach gebauten „monoenergiden Kerne" bei kompliziert gebauten Protozoen (Ciliaten, Radiolarien, Trichonymphiden) durch zusammengesetzte „Polycaryen", „polyenergide Kerne" vertreten seien. Näheres hierzu findet sich unten im Abschnitt über die Protozoen als einzellige Organismen.

Die Tatsachen, welche diese theoretischen Anschauungen stützen sollen, sind nicht sehr sicher beobachtet. Diese kleinsten Strukturen bereiten natürlich der Mikrotechnik erhebliche Schwierigkeiten, und nicht selten hat man beim Studium der Bilder und Präparate, welche zur Stütze dieser Anschauungen herangezogen werden, den Eindruck von Kunstprodukten.

## C. Elementare Zellorgane besonderer Art.

Während das Plasma mit seinen Schichten und der Kern elementare Bestandteile jeder typischen Protozoenzelle sind, ohne deren Zusammenwirken die Lebenserscheinungen ihren geregelten Ablauf nicht nehmen, finden wir bei manchen Protozoen weitere Zellorgane, welche deutliche Beziehungen zum Kern zeigen und daher an dieser Stelle Erwähnung finden sollen.

### I. Die Chromidialkörper.

Schon seit langer Zeit hatte man beobachtet, daß im Zellleib gewisser Protozoen, speziell der Monothalamien, umschriebene Partien sich durch ihr Aussehen im lebenden und im präparierten Zustand deutlich von der Hauptmasse des Zellplasmas unterscheiden. Erst die neueren Forschungen haben Veranlassung gegeben, diese Bildungen sorgfältiger zu untersuchen und ihre Bedeutung für die Zellorganisation zu würdigen.

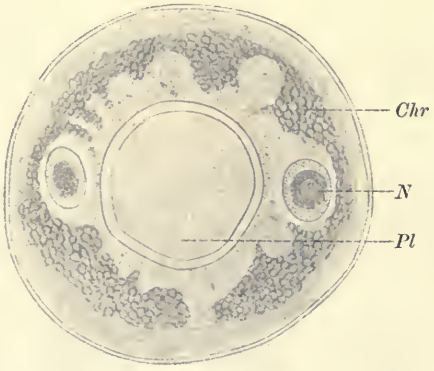



Fig. 23.

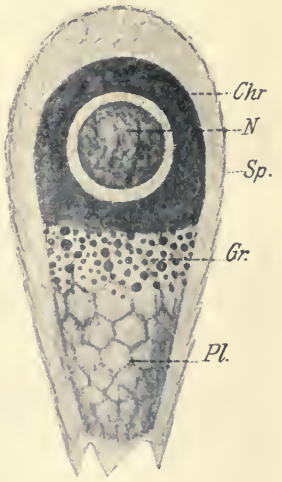



Fig. 24.

Fig. 23. Arcella vulgaris (von oben gesehen). *Pl* Plasma, welches durch die Schalenöffnung hervortritt (vgl. Seitenansicht Fig. 32, S. 33). *Chr* Chromidialkörper. *N* Kern. (Nach Hertwig.)

Fig. 24. Euglypha alveolata (konserviert und gefärbt). *Sp* Schalenplättchen. *Gr* granulierte Zone. *Pl* gewöhnliches Zellplasma. *Chr* Chromidialkörper. *N* Kern. (Orig.)

Es sind massige oder strang-, netz-, ringförmige Körper, welche sich von dem sie umschließenden Protoplasma durch ihr Lichtbrechungsvermögen und ihre Färbbarkeit mit Kernfarbstoffen unterscheiden. Diese sogenannten Chromidialkörper oder Chromidien erinnern also zunächst durchaus an Zellkerne, unterscheiden sich aber von solchen durch den Mangel einer Membran oder sonstigen Hüllschicht. Sie machen durchaus den Eindruck eines aufgelösten und auf den Strängen des Zellplasmas verteilten Kernes. Die Substanzen, aus denen sie bestehen, und welche die Farbstoffe intensiv aufnehmen,

verhalten sich wie das Chromatin und die Nukleolarsubstanz der Kerne. Man sieht beide Substanzen sowohl in enger Vereinigung als auch insofern getrennt, als in dem Netzwerk des Chromidialkörpers echte Nukleolen auftreten können. In der feineren Struktur schließen sich die Chromidialkörper dem Zellplasma an, auf welchem sie ausgebreitet sind; nicht selten kann man in ihrer ganzen Ausdehnung einen deutlich schaumigen Aufbau erkennen.

Ihre chemische Zusammensetzung ist noch wenig untersucht; doch steht so viel fest, daß sie auch mancherlei Substanzen ein- und umschließen können, z. B. Kohlehydrate, auch umgeben sie manchmal Vakuolen, in denen von dem Tier gefressene Substanzen eingeschlossen sind.

Der Ausdruck „Chromidialkörper" ist eine zusammenfassende Bezeichnung; je nach der äußeren Form kann man Chromidialnetze, Chromidialringe, Chromidialstränge, Chromidialhauben etc. unterscheiden (Fig. 23 und 24).

Viele Angaben in der Literatur über die Chromidialkörper sind mit großer Vorsicht zu behandeln. Zwar bei den Thalamophoren finden sich Chromidialkörper als regelmäßige, normale Bestandteile der vegetativen Zustände. R. Hertwig hat „Chromidien" nachgewiesen, welche bei normalen und pathologischen Stoffwechselprozessen bei verschiedenen Protozoen auftreten. Schaudinn, Prowazek und viele ihrer Anhänger haben die Bildung von Geschlechtskernen aus Chromidien bei den verschiedensten Protozoengruppen beschrieben; alle diese Angaben haben sich nicht bestätigen lassen und dürften einer exakten Prüfung nicht standhalten. Das gilt in noch höherem Grade von den vielfach sehr phantastischen Theorien, welche auf jene unsicheren Beobachtungen begründet wurden.

Auch die eine Zeitlang als Chromidien gedeuteten Bildungen in den Zellen von Metazoen, welche zuerst von Goldschmidt als solche bezeichnet wurden und dann zu einer Menge von Untersuchungen Anlaß gaben, sind nach neueren Forschungen Gebilde anderer und sehr verschiedener Natur.

## II. Centrosom, Zentralkorn und Centriol.

Aehnlich wie bei den Metazoen, kommen auch bei den Protozoen Centrosomen bei manchen Formen als dauernde Zellorgane vor, während sie bei anderen nur während der Teilung oder bei den geschlechtlichen Prozessen zeitweilig auftreten.

Als Centrosomen bezeichnen wir meist kugelige Körperchen, welche das Zentrum einer Strahlung der Gerüstsubstanz im Zellplasma oder im Kerne bilden. Bei den Metazoen sind sie in der bekannten Weise an den Vorgängen der Zellteilung beteiligt. Man pflegt jetzt auch mancherlei Bildungen, welche in ähnlichem Zusammenhang wie die Centrosomen, im Zellleben der Metazoen eine Rolle spielen, den Centrosomen beizuordnen, auch wenn sie keine Strahlungen hervorrufen.

Am besten mit den Centrosomen der Metazoen vergleichbar sind diejenigen der Heliozoen und Gregarinen.

Bei einer Anzahl vorwiegend einkerniger Heliozoen wird das Zentrum des Zellleibes von einem stark lichtbrechenden Körperchen eingenommen, in welchem die Achsenfäden der Axopodien ihren Ver-

einigungspunkt finden (Fig. 25 A). Dieses sogenanute Zentralkorn ist ungefähr kugelig, läßt infolge seiner Kleinheit im Innern keine Struktur erkennen, färbt sich mit Kernfarbstoffen sehr stark. Bei den Zellteilungsvorgängen verhält es sich vollkommen wie ein Metazoencentrosoma, indem es der Kernteilung vorangeht, und indem seine Tochterprodukte sich an die Pole der Kernspindel begeben, wobei sie jedes den Mittelpunkt einer plasmatischen Strahlung bilden (Fig. 25 B—F).

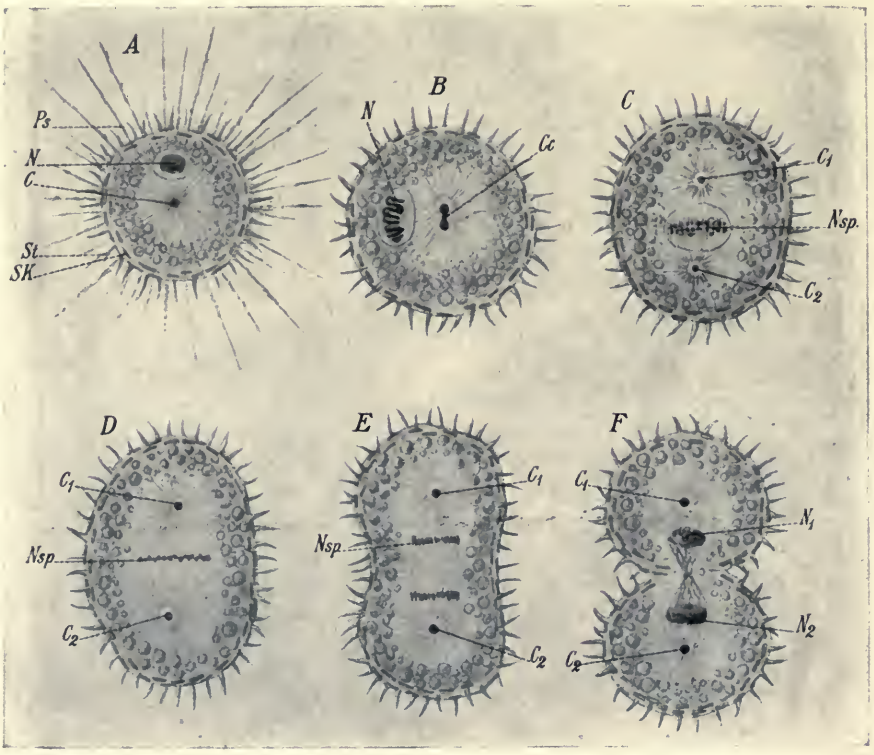



Fig. 25 A—F. Teilung des Heliozoons Acanthocystis aculeata Hertw. und Less. Zur Demonstration des Verhaltens von Zentralkorn und Strahlung. *N* Kern. *C* Zentralkorn. *Cc* Teilung des Zentralkorns. $C_1$ $C_2$ Zentralkorn je eines Tochtertieres. *Ps* Pseudopodien. *Nsp* Kernspindel. $N_1$ $N_2$ Kerne eines Tochtertieres. *St* Stacheln. *SK* Skelettelemente. (Nach Schaudinn.)

Sehr deutliche Centrosomen treten bei den Gregarinen auf; doch sind sie hier nur während der Teilungsstadien der Kerne nachweisbar. Auch hier sind sie der Mittelpunkt einer intensiven Plasmastrahlung (s. Fig. 26 und 27 und weitere Abbildungen bei den Teilungserscheinungen im Kapitel III).

Eigenartige Gebilde sind die von R. Hertwig bei Actinosphaerium entdeckten centrosomenähnlichen Bildungen. Es sind kugelige Körper mit retikulärer innerer Struktur, welche sich mit Kernfarbstoffen stark färben. Sie entstehen durch Austritt von Chromatin aus dem Kern und werden ebenfalls nach Umwandlung in ein

kleineres, kornartiges Gebilde zum Mittelpunkt einer Plasmastrahlung. Sie kommen nur bei der Bildung des 1. Richtungskörpers vor (Fig. 28 A und B).

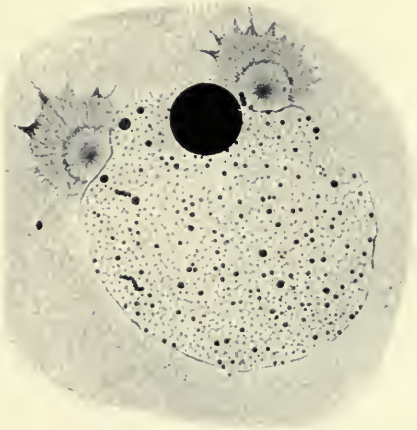


Fig. 26.

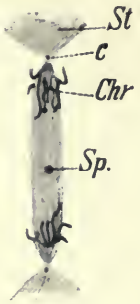



Fig. 27.

Fig. 26. Centrosomen bei Monocystis rostrata Muls. (Nach Mulsow.)
Fig. 27. Kernteilungsspindel der Gregarine Stylorhynchus longicollis F. St. *C* Centrosom. *Chr* Chromosomen. *Sp* Spindel. *St* Strahlung. (Nach Léger.)

Centrosomen kommen nach Schewiakoff ferner bei den thekaten Rhizopoden Euglypha und nach Schaudinn bei Centropyxis und Chlamydophrys vor. Ferner wird auch für Noctiluca das Vorkommen von solchen angegeben. Alle diese letzteren Angaben sind aber nicht sichergestellt. Ueber sie, sowie über weitere verschiedene, den Centrosomen vergleichbare Bildungen, welche bei der Kernteilung auftreten, findet sich Näheres im Kapitel über die Fortpflanzung.

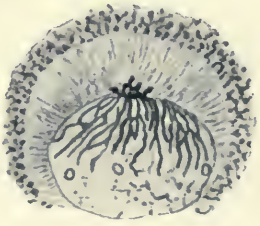


Fig. 28 A.

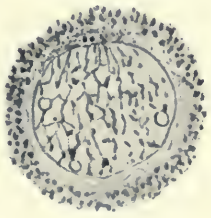


Fig. 28 B.

Fig. 28 A und B. Differenzierung eines Centrosomas bei Aetinosphaerium Eichhorni unter Austritt färbbarer Substanzen. (Nach R. Hertwig, aus Gurwitsch.)

Schaudinn hat bei Paramoeba Eilhardi einen neben dem Kern in der ruhenden Zelle liegenden stark lichtbrechenden, kugeligen Körper beschrieben, welcher sich bei der Teilung ähnlich wie ein Centrosoma verhält, ohne daß jedoch Strahlungserscheinungen im Plasma sichtbar werden.

Die phantastischen Vergleiche des Centrosomas der Protozoen mit einem zweiten (lokomotorischen) Kern der Zelle, welche in der

Literatur eine Zeitlang eine gewisse Rolle spielten, werden heute wohl von keinem Protozoenforscher mehr aufrecht erhalten.

Als das eigentliche Teilungsorgan der Protozoenzellen wird von Hartmann u. a. das Centriol angesehen, eine feine, kornähnliche, achromatische Bildung, welche bei manchen ruhenden Protozoenkernen in der Mitte des Binnenkörpers gefunden wurde (vgl. S. 24, Fig. 19 u. 20). Bei anderen Formen tritt es erst im Verlauf der Kernteilungsvorgänge klar zutage. Bei der Teilung zieht es sich hantelförmig aus und verdoppelt sich; die Tochtercentriolen sollen an die Pole der Kernteilungsfigur treten und als Kernteilungsapparate funktionieren. Sie werden mit ähnlichen Bildungen im Zentrum der Centrosomen von Metazoenzellen homologisiert.

Tatsächlich sind solche Bildungen vielfach bei ruhenden und sich teilenden Protozoenkernen zu beobachten. Aber nicht selten machen sie den Eindruck von Kunstprodukten der Mikrotechnik. In anderen Fällen treten sie sicher nicht an die Pole der Teilungsspindel, sind also wohl kaum als Teilungsmechanismen anzusehen. Auch sind sie nicht in so allgemeiner Verbreitung nachgewiesen, wie von manchen angenommen wird. So kann man wohl vermuten, daß unter der Bezeichnung „Centriol" Bildungen von verschiedener Natur zusammengeworfen werden. Jedenfalls berechtigen uns unsere bisherigen Kenntnisse über sie nicht zu weitreichenden Theorien und zur Annahme ihrer Kontinuität bei allen Vermehrungsvorgängen.

## III. Blepharoplaste und Parabasalapparate.

In dem Körper der mit Geißeln und undulierenden Membranen sich bewegenden Protozoen finden sich vielfach auffallende Zellbestandteile, welche von manchen Autoren als elementare Zellbestandteile betrachtet und mit Kernen und Centrosomen in nähere Beziehung gebracht werden. Es sind dies stark lichtbrechende, kugelige bis ovoide umschriebene Körper von homogener Masse, welche meist an der Basis der Geißeln gelegen sind und durch ihre Lage, Form und Aussehen an die unten beschriebenen Basalkörper der Geißeln und Cilien erinnern (vgl. Fig. 29 A und B). Sie färben sich stark mit Kern-

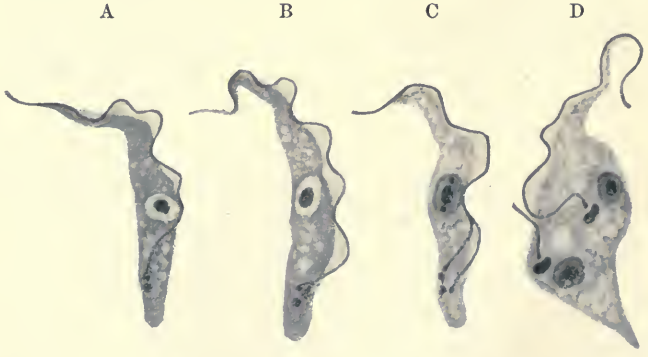



Fig. 29 A—D. Trypanosoma Brucei Pl. u. Br. A Normales Ruhestadium. B Teilung des Basalkerns. C Teilung des Blepharoplasts, der Geißel, beginnende Kernteilung. D Neubildung der zweiten Geißel durch Auswachsen vom Basalkorn. Vergr. 2400. (Nach Kühn und Schuckmann.)

farbstoffen. Bei der Zellteilung werden sie geteilt, wobei sie hantelförmig werden und sich in zwei Tochterblepharoplaste durchschnüren. Bei manchen Formen treten sie dann in ähnliche Beziehungen zu den Kernspindeln wie echte Centrosomen. Bei multiplen Teilungen des Zellleibes führen die Blepharoplaste meist mit den Kernteilungen simultane Teilungen aus; in manchen Fällen vermehren sie sich auch unabhängig.

Die neueren Forschungen lassen es als ausgeschlossen erscheinen, daß sie als zweite Zellkerne, lokomotorische Kerne aufgefaßt werden, wie manche Autoren nach dem Vorgang von Schaudinn meinten. Ihre Abstammung vom Kern, ihre mitotische Teilung, ihre Beteiligung an geschlechtlichen Vorgängen waren auf Grund ungenügender Präparate beschrieben worden.

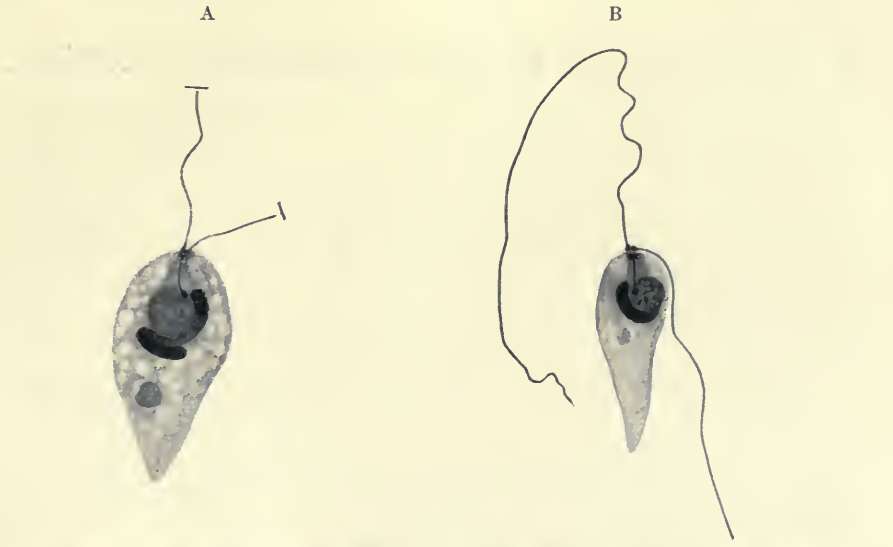



Fig. 30. Heteromita lacertae Grassi. Zwei Exemplare mit verschieden stark ausgebildetem wurstförmigen Parabasalapparat, massigem Kern, Stützfibrille; zwei Geißeln mit Basalkörnern, Geißeln nur in B ganz ausgezeichnet. (Orig. von Prof. Kühn.)

Gegen die Deutung als lokomotorische Kerne spricht ferner die Tatsache, daß sich die Geißeln unabhängig von ihnen verdoppeln (Fig. 29 B u. C); im gleichen Sinne ist auch die Entdeckung von Werbitzki zu deuten, daß sich durch bestimmte Einwirkungen blepharoplastlose Stämme von Trypanosomen erzeugen lassen, deren Beweglichkeit und Teilungsfähigkeit aber durch den Mangel des „lokomotorischen Kernes“ nicht im mindesten beeinträchtigt ist.

In der letzten Zeit hat man bei komplizierter gebauten Flagellaten ihnen in mancher Hinsicht ähnliche Organellen entdeckt oder genauer erforscht, welche sich ähnlich wie sie färben, sich bei der Teilung auch teilen und auch eine ähnliche Lagebeziehung zur Basis der Geißeln haben, die sogenannten Parabasalapparate. Parabasalapparate sind stark färbbare wurst- oder spiralförmige Gebilde, meist größer als die Kerne und von massiger Struktur (Fig. 30).

### IV. Die Chromatophoren.

(Chromoplasten, Leukoplasten.)

Die Farbstoffträger in dem Protoplasma mancher, auf pflanzliche Weise sich ernährenden Mastigophoren und Rhizopoden sind an dieser Stelle ebenfalls kurz zu erwähnen. Ihre ausführliche Berücksichtigung finden sie im II. Kapitel bei der Besprechung der Physiologie des Stoffwechsels.

Soweit wir bis jetzt wissen, entstehen Chromatophoren nur durch Teilung aus schon vorhandenen. Neuere Angaben über Bildung aus chromidienartigen Kernprodukten sind kaum diskutabel. Nicht immer entspricht der Teilungsrhythmus der Chromatophoren demjenigen der ganzen Protozoenzellen.

## D. Die Bewegung und die Bewegungsorganellen der Protozoen.

An dieser Stelle sollen die Haupttypen der Bewegung bei den Protozoen und die wichtigsten Formen der Bewegungsorganellen bei dieser Tiergruppe kurz beschrieben werden. Die Anschauungen, welche man sich über die Quelle der bewegenden Kräfte gebildet hat, sollen in dem physiologischen Kapitel, die vielfältigen Formen, in welchen die Bewegung und die Bewegungsorganellen bei Protozoen auftreten, sollen am geeigneten Ort im speziellen Teil dieses Buches zur Erörterung kommen.

Nach der Natur der zur Verwendung kommenden Organellen kann man zwei Haupttypen der Bewegung unterscheiden:

1) die Bewegung durch Fließen oder Strömen des Protoplasmas,
2) die Bewegung durch schwingende Organellen (Geißeln und Cilien).

Die erstere Art der Bewegung macht die Tiere, soweit es sich nicht um schwebende Formen handelt, in hohem Grade von einem Substrat abhängig, während die zweite Art sie zu einer sehr freien Ortsbewegung im flüssigen Medium befähigt.

1) Die fließende oder amöboide Bewegung wird durch Teile des Körperplasmas vermittelt, welche jederzeit zum Zwecke der Bewegung hervorgestreckt werden können, um später wieder eingezogen zu werden. Als mehr oder weniger zähflüssige Masse fließt eine Partie Ektoplasma allein oder Entoplasma mit dem zugehörigen Ektoplasmaüberzug aus dem Körper des Tieres hervor, und nachdem die vorgestreckte Partie eine gewisse Länge erreicht hat, strömt das Plasma des Körpers nach; indem sich diese Erscheinung in derselben oder einer anderen Richtung wiederholt, erfolgt die Ortsbewegung des Tieres. Dabei können die Plasmafortsätze frei in das umgebende Medium hineingestreckt werden, oder es erfolgt eine Fixation am Untergrund durch Adhäsion oder Verklebung.

Dabei können die vorgeströmten Teile des Körpers, welche man als Pseudopodien bezeichnet, verschiedene Gestalt und Oberflächenbeschaffenheit aufweisen. Danach bezeichnet man sie als:

A. Lobopodien, d. h. mehr oder weniger breite, lappenförmige Pseudopodien, welche meist am distalen Ende abgerundet sind. Solange solche Lobopodien klein bleiben, bestehen sie ausschließlich aus

Ektoplasma; wenn durch Nachströmen des Protoplasmas das Lobopodium eine gewisse Größe überschreitet, dann beginnt im basalen Teil auch Entoplasma an seinem Aufbau teilzunehmen (vgl. Fig. 3, S. 11). An den Lobopodien ist mit größter Deutlichkeit ihre Entstehung aus fließendem Protoplasma zu erkennen, da die zahlreichen körnigen

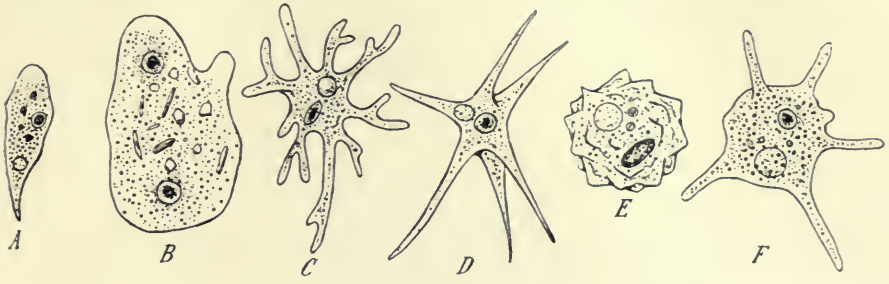



Fig. 31. Form- und Pseudopodientypen von Amöben. A Form der Amoeba limax. B Form der Pelomyxa binucleata. C Form der Amoeba proteus. D Form der A. radiosa. E Form der A. verrucosa. F Form der A. polypodia. (Orig. nach der Natur.)

Einschlüsse des Protoplasmas dessen Bewegungen in den meisten Fällen leicht beobachten lassen. In manchen Fällen sind die Lobopodien sehr langgestreckt und dünn (vgl. Fig. 31); sie nähern sich dann einem zweiten Typus des Pseudopodienbaues, den sogenannten

B. Filopodien, welche von den Lobopodien nur durch graduelle Unterschiede zu trennen sind und daher von vielen Autoren nicht als

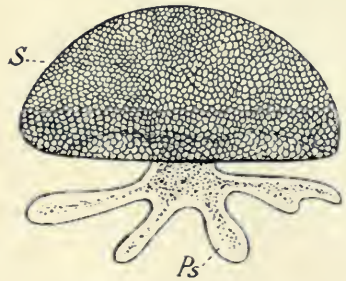



Fig. 32.

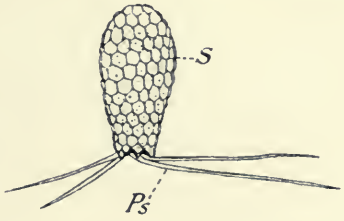



Fig. 33.

Fig. 32. Arcella als Typus eines Thalamophoren mit lobosen Pseudopodien. (Orig.)
Fig. 33. Euglypha alveolata als Typus eines Thalamophoren mit filosen Pseudopodien. (Orig.) *S* Schale. *Ps* Pseudopodien.

besonderer Typus angesehen werden. Filopodien sind lange, dünne, fadenförmige, meist zugespitzte Pseudopodien, welche aus hyalinem Ektoplasma bestehen (Fig. 33). Sie entspringen oft in ganzen Büscheln aus dem Körper der Tiere, zeigen aber eine sehr geringe Neigung, miteinander zu verschmelzen oder Anastomosen zu bilden. Infolge des Mangels an körnigen Einschlüssen sind bei ihnen die Strömungserscheinungen ohne künstliche Mittel nicht erkennbar. Sie verdanken ihre Verfestigung resp. Versteifung hauptsächlich der zähen Beschaffenheit ihrer Oberflächenschicht.

C. Die Rhizopodien verdanken ihren Namen der sehr weitgehenden Fähigkeit, sich zu verästeln, miteinander zu verschmelzen

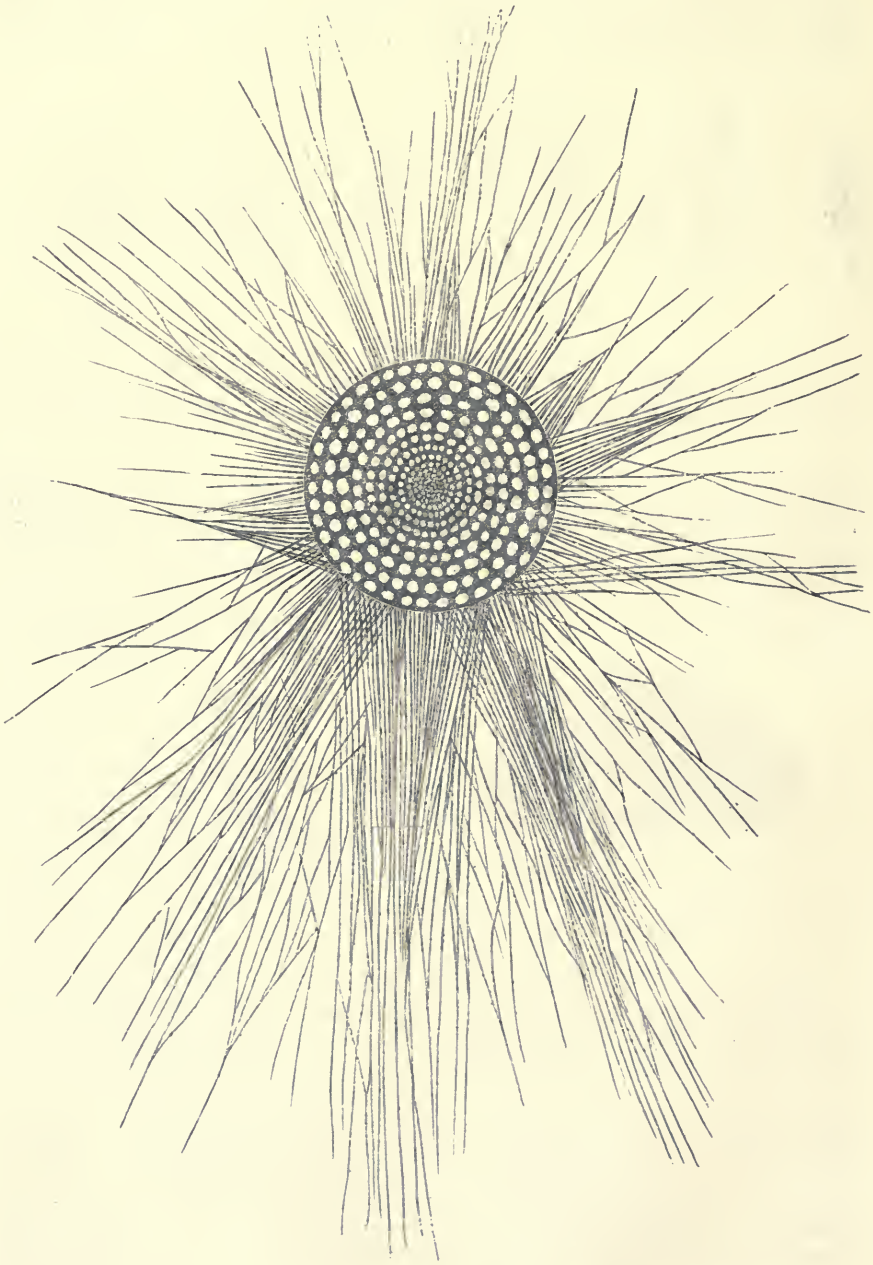


Fig. 34. Orbitolites complanatus (aus dem Roten Meer). Rhizopodienbildung in schönster Form; Rhizopodien bis zu 26 mm Länge. Körnchen sichtbar. Vergr. ca. 40. (Nach Verworn.)

und Anastomosen zu bilden. Sie strömen oft in großer Menge als feine Fäden aus der Oberfläche des Plasmakörpers hervor, verzweigen sich dann in ganz beliebiger Weise, wobei die Hauptstränge oder die Zweige miteinander vielfach in Berührung treten und verschmelzen können (Fig. 34 und 35). An den Verschmelzungspunkten entstehen manchmal größere Ansammlungen von Plasma, wie denn der Durchmesser der Rhizopodien ein sehr wechselnder ist, indem nicht selten in ihrem Verlauf Anschwellungen auftreten.

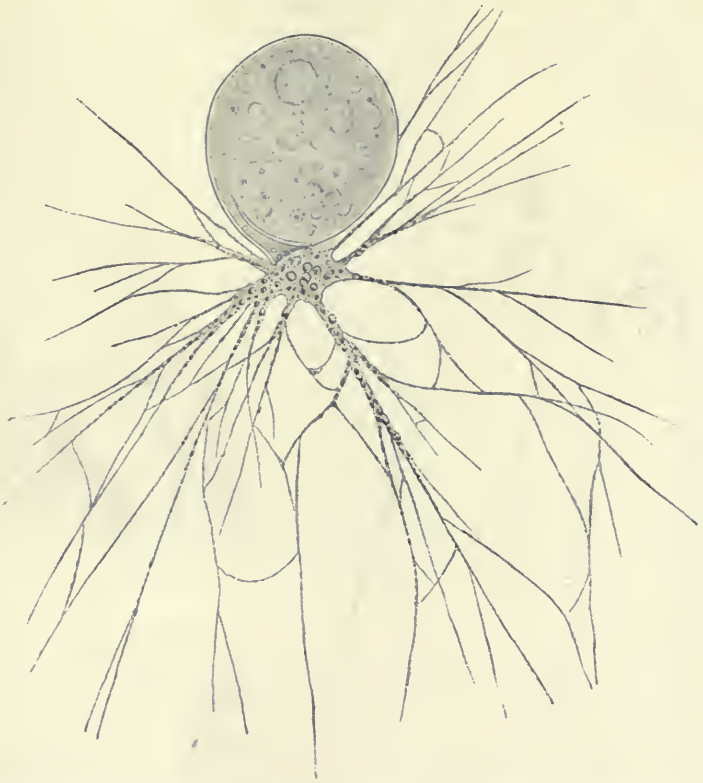


Fig. 35. Lieberkühnia sp. Süßwasserrhizopod mit verzweigten, reichlich gekörnelten Rhizopodien. (Nach Verworn.)

Die Rhizopodien bestehen aus einem fein strukturierten körnerreichen Plasma, an welchem man das Phänomen der „Körnchenströmung“ in der wundervollsten Weise studieren kann. Die zahlreichen, stark lichtbrechenden Körnchen, welche das Plasma mit sich führt, bewegen sich an der Oberfläche der Rhizopodien dahin, wobei sie nicht selten über die Kontur des Rhizopodiums vorragen (Fig. 35). So kann man bei ruhenden Pseudopodien mit aller Klarheit erkennen, daß an der einen Seite derselben eine zentrifugale Wanderung der Körnchen stattfindet, während an der anderen Seite eine zentripetale Rückwanderung vor sich geht.

Meistens kann man auch an den Rhizopodien eine deutliche Sonderung des Plasmas in Schichten von verschiedener Dichte nicht wahrnehmen. In anderen Fällen, z. B. bei den Pseudopodien der Heliozoen, können wir jedoch deutlich axiale Differenzierungen feststellen, welche aus stark lichtbrechender Substanz bestehen und durch ihre Festigkeit dem ganzen Pseudopodium seine Steifheit und Dauerhaftigkeit angesichts der flüssigen Beschaffenheit des Protoplasmas verleihen (Fig. 36). Pseudopodien mit solchen stereoplasmatischen Achsen werden auch als Axopodien bezeichnet. Doch liegt nur ein gradueller Unterschied gegenüber den gewöhnlichen Rhizopodien vor. Der Bildung eines solchen Axopodiums geht stets, vom Entoplasma ausgehend, die Bildung der stereoplasmatischen Achse voraus (vgl. Fig. 37, Mastigamöbe nach Goldschmidt). Beim Einziehen der Pseudopodien wird die stereoplasmatische Achse wieder verflüssigt, „eingeschmolzen".

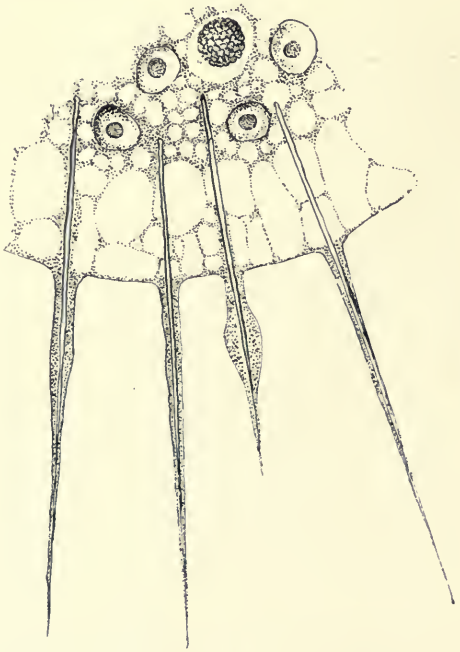


Fig. 36.

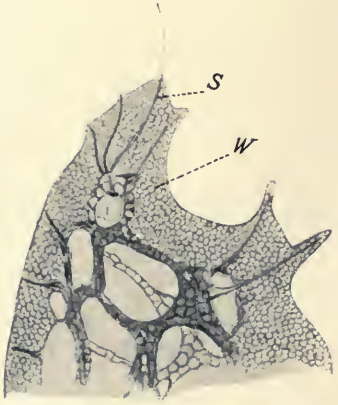



Fig. 37.

Fig. 36. Randstück eines Actinosphaerium Eichhorni mit deutlichen Achsenfäden in den Axopodien. (Nach Bütschli.)

Fig. 37. Bildung von Axopodien bei Mastigella vitrea. Vergr. ca. 1000. *S* stereoplasmatische Achse des Pseudopodiums. *W* flüssiges, alveolär gebautes Plasma. (Nach Goldschmidt.)

Physikalische Gesetze zwingen uns zu der Annahme, daß Rhizopodien stets eine solche stereoplasmatische Achse haben müssen; denn die Oberflächenspannung würde die Streckung des flüssigen Protoplasmas zu langen, oft mehrere Millimeter und mehr erreichenden, dabei aber nur ein oder wenige Mikromillimeter dicken Fäden nicht erlauben. Neue Befunde bei einer Reihe von Rhizopodien erlauben mir die Annahme, daß eine feste, stereoplasmatische Achse bei den Rhizopodien vorhanden ist. Sie läßt sich vor allem bei Untersuchung in Dunkelfeldbeleuchtung bei den Foraminiferen und vielen anderen Rhizopoden mit Sicherheit nachweisen (Fig. 38).

2) Die Bewegung durch schwingende Organellen (Undulipodien) kann entweder durch einen oder wenige relativ große und kräftige schwingende Fäden oder durch das Zusammenwirken zahlreicher kleiner, relativ schwacher Fäden bewirkt sein. Im ersteren Fall werden die Bewegungsorganellen als Geißelhaare, Geißeln oder

Fig. 38.

Fig. 39 A und B.

Fig. 40.

Fig. 38. Stercoplasmatische Achsenfäden der Rhizopodien der Foraminifere Peneroplis pertusus. (Nach Doflein.)

Fig. 39 A und B. Geißel der Flagellaten. A Geißel von Trachelomonas mit deutlichem seitlichen Achsenfaden und Flossensaum, *a* Querschnitt durch die Geißel. B Teil eines Myctozoonschwärmers: der bläschenförmige Kern mit einem großen Binnenkörper befindet sich innerhalb einer scharf begrenzten birnförmigen Kapsel; von der Kernkappe zieht ein dunkler Verbindungsfaden zur Geißelbasis; Basalknötchen sichtbar. (Nach H. Plenge.)

Fig. 40. Geißel von Euglena, isoliert. Achsenfaden und Plasma, welches letzteren schraubig umhüllt, deutlich sichtbar. (Nach Bütschli.)

Flagellen, im zweiten Fall als Wimperhaare, Wimpern oder Cilien bezeichnet.

Flagellen vermitteln die Bewegung von sehr zahlreichen niederen Organismen (Bakterien, Flagellaten) und der Geschlechtszellen (besonders der männlichen) der meisten niederen und höheren Tiere,

sowie vieler Pflanzen. Entsprechend der weiten Verbreitung im Organismenreich finden wir zahllose spezielle Ausbildungsformen der Geißeln.

Die Geißel selbst, d. h. der über die Zelloberfläche hervorragende, feine, aus hyalinem Protoplasma bestehende Faden besitzt allerdings in seiner äußeren Form keine großen Variationsmöglichkeiten. Sehr verschieden kann die Länge der Geißeln und ihr Verhältnis zur Körperlänge ihres Trägers sein. In der Regel erreichen oder übertreffen die Geißeln die Länge ihres Trägers. Ihr Querschnitt ist kreisrund oder oval; es sind aber auch bandförmige Geißeln beschrieben, so bei den Peridineen. Manche Geißeln sind sehr zart und fein, andere plump und dick.

Fig. 41 a und b. Peranema. a ungestört schwimmend. b durch Erschütterung gereizt. (Nach Verworn.)

Die Geißeln sind nicht in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmäßig dick; bei langen Geißeln ist der Endteil oft etwas verdünnt. Während die meisten Protozoengeißeln eine kompliziertere Struktur der sie bildenden Substanz bisher nicht haben erkennen lassen, ist in anderen Fällen die Zusammensetzung aus zwei Substanzen, die als Achse und Hülle gedeutet werden, nachgewiesen worden. Im allgemeinen darf man wohl auf Grund unserer theoretischen Vorstellungen annehmen, daß die Geißeln aus einem starren elastischen Faden mit einer Protoplasmahülle bestehen (vgl. Fig. 39—40).

Doch müssen ziemlich beträchtliche Verschiedenheiten in der Struktur vorliegen, was schon aus der verschiedenartigen Weise hervorgeht, in welcher die Geißeln bewegt werden. Fast alle Geißeln

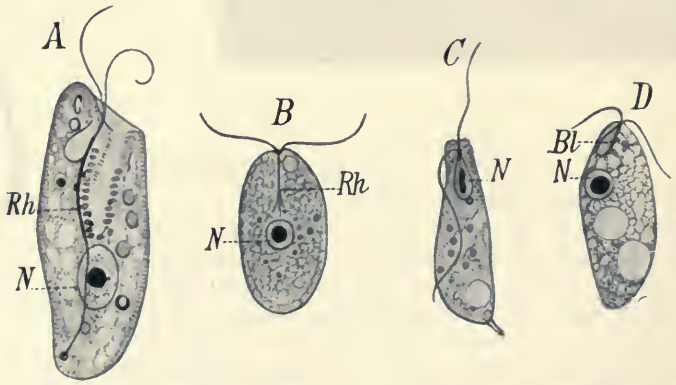



Fig. 42 A—D. Verschiedene Methoden der Geißelinsertion im Flagellatenkörper. *N* Kern. *Rh* Rhizoplast. *Bl* Blepharoplast. A Chilomonas paramaecium. B Polytoma uvella. C Cercomonas longicauda. D Bodo sp. (Nach Prowazek.)

werden in Schraubenlinien geschwungen, wobei die einen größere, die anderen kleinere Kurven beschreiben. Während bei den einen die Schraubenlinie auf einem Kegelmantel verläuft, hat sie bei anderen ihre Lage annähernd auf einem Zylinder etc. Bei manchen Geißeln führt der distale, bei anderen der proximale Teil die intensivsten

Schwingungen aus. Nicht selten wird bei der regelmäßigen Bewegung nur der distale Teil der Geißel bewegt, der proximale dagegen starr gehalten; dieselbe Geißel kann jedoch unter dem Einfluß stärkerer Reize in ihrer ganzen Ausdehnung zu schlagen beginnen (Fig. 41a und b).

Der Ort der Insertion und die Zahl der Geißeln sind vielfach charakteristisch für höhere systematische Kategorien, Gattungen und Arten der Flagellaten. Wenn mehrere Geißeln vorhanden sind, so können sie nach Größe, Struktur usw. untereinander differieren. Die durch diese Verhältnisse bedingte Mannigfaltigkeit der Formen findet im speziellen Teil Berücksichtigung. Hervorgehoben sei an dieser Stelle nur, daß die Geißeln häufig am Grund von gruben- oder trichterförmigen Vertiefungen der Körperoberfläche entspringen.

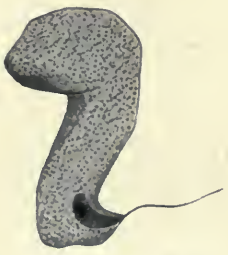


Fig. 43. Mastigamoeba invertens. Geißel am Kern befestigt. (Nach Prowazek.)

Wichtig und interessant sind die verschiedenen Typen der Insertion der Geißel im Protozoenkörper. Während bei manchen Protozoen die Geißel ohne sichtbare Differenzierung in das Ektoplasma übergeht, finden wir in anderen Fällen eine Verbindung der Geißelwurzel mit verschiedenartigen Strukturelementen im Zellinnern. Als solche sind zu bezeichnen:

1) fädige Fortsetzungen von Bestandteilen der Geißel selbst, vor allem ihres Achsenfadens (sogenannter Rhizoplast); diese können sich auch spalten oder sonstwie verzweigen;

2) bläschen- oder kugelförmige Bildungen besonderer Art (Basalkörner); solche können am Ende des Achsenfadens, unter Umständen des Rhizoplasts oder vor dessen Verzweigungen sitzen;

3) die Zellkerne selbst. In diesem Fall kann auch, besonders wenn ein langer Verbindungsstrang vorliegt, eine Verdichtung irgendwelcher Art in die Verbindungsstrecke von Geißelbasis und Kern eingeschaltet sein, ein Basalkorn o. A.

In allen Fällen handelt es sich offenbar darum, der Geißel für ihre Bewegungen in dem weichen Körperplasma des Tieres ein Widerlager zu schaffen. Wir finden daher solche Vorrichtungen weit verbreitet bei Tieren mit weicher Körperoberfläche (Mastigamöben, Trypanosomen), während bei größerer Starrheit der Körperoberfläche diese letztere den Geißeln zur Insertion genügt.

Die mehr oder minder spiralig verlaufenden Bewegungen der Geißeln wirken ähnlich wie Propellerschraubenbewegungen. Meist sitzen die in der Einzahl oder zu wenigen vereinigt vorkommenden Flagellen am Vorderende des Körpers und bewirken eine Vorwärtsbewegung, wobei das Vorderende vorangeht. Selten sitzen die Geißeln an dem bei der Bewegung nach hinten gerichteten Ende. Bei sehr vielen Formen wird durch die Geißelbewegung der ganze Körper in eine kontinuierliche Rotation versetzt. So kommt die charakteristische Flagellatenbewegung zustande, bei welcher der Körper des Protozoons meist leicht schwankend, unter wirbelnder Bewegung um die eigene Längsachse, dem am Vorderende angebrachten Geißelapparat folgt.

Bei manchen Formen macht der ganze Körper des Protozoons die spiraligen Bewegungen der Geißel mit und unterstützt dadurch

die Leistung der Geißel; das ist besonders dann der Fall, wenn der Körper lamellenartig abgeflacht ist, oder wenn der eine Rand des Körpers zu einer kontraktilen Lamelle ausgebildet ist. Im letzteren Fall spricht man von einer undulierenden Membran oder einem Wellensaum, welcher bei parasitischen Formen besonders verbreitet ist (vgl. Fig. 29).

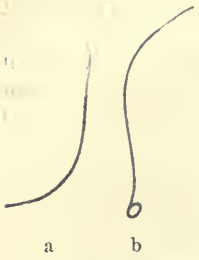



Fig. 44a und b. Cilien von Paramaecium mit deutlich abgesetztem „Endstück". (Nach Schuberg.)

Wenn eine größere Anzahl von Geißeln vorhanden ist, welche an verschiedenen Stellen des Körpers inserieren, so nähert sich die Bewegungsart und die Wirkungsweise der an den Seiten des Körpers sitzenden Geißeln mehr derjenigen der Cilien; d. h. die Bewegung erfolgt nicht in Spiralen, sondern annähernd in einer Ebene, und die Wirkung gleicht infolgedessen der einfachen Hebelwirkung eines Ruders.

Die Cilien oder Wimperhaare sind im Organismenreich ebenfalls weit verbreitet, doch finden sie nicht so häufig Verwendung bei Bewegungsorganellen von einzelligen Organismen. Außer bei den Schwärmsporen gewisser niederen Pflanzen (Vaucheria etc.), finden wir sie bei den Ciliophoren oder Wimperinfusorien. Bei diesen

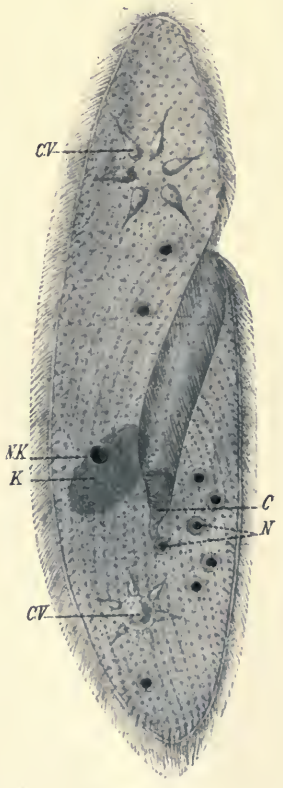



Fig. 45.

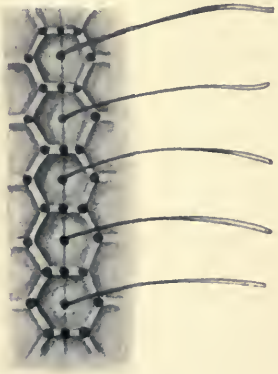


Fig. 46.

Fig. 45. Paramaecium caudatum. Habitusbild. *K* Kern. *NK* Nebenkern. *C* Cytopharynx. *N* Nahrungsvakuolen. *Cv* kontraktile Vakuolen. (Original nach dem lebenden Objekt.)

Fig. 46. Ein kleiner Teil der Oberfläche von Paramaecium aurelia mit einer Reihe von Cilien, deren jede in einem besonderen Grübchen entspringt. In der Wand jedes Grübchens sitzen je 8 Trichocysten. (Nach Bütschli.)

sind sie allgemein verbreitet; nur durch Cilien oder deren Derivate werden die Angehörigen dieses Unterstammes des Tierreiches bewegt.

Die Cilien haben im Prinzip denselben Bau wie die Flagellen; sie sind feine, aus hyalinem Plasma bestehende Fäden, welche aus der oberflächlichen Schicht des Ektoplasmas hervorragen und deren Länge stets nur einen Bruchteil der Körperlänge ihres Trägers erreicht. Sie sind stets in großer Anzahl in engster Nachbarschaft vereinigt, so daß die Kleinheit der einzelnen Cilien durch die Menge der zusammenwirkenden Cilien kompensiert wird. In den meisten Fällen erscheinen sie zu einem Wimperkleid vereinigt, welches die ganze Oberfläche eines Tieres oder abgegrenzte Felder dieser Oberfläche bedeckt. Die Cilien erscheinen dabei in regelmäßigen Reihen angeordnet, sind untereinander entweder vollkommen gleich lang oder zeigen eine Längenverschiedenheit in regelmäßiger Progression.

Jede einzelne Cilie ist ein feines, haarartiges Fädchen aus plasmaähnlich aussehender Substanz, welches einen kreisförmigen Querschnitt besitzt und meist distal in eine feine Spitze auszulaufen scheint (Fig. 44). Ihre Substanz ist sehr dicht und doppelt lichtbrechend, doch läßt sich mit dem Mikroskop keine feinere Struktur erkennen, die Cilien erscheinen vielmehr vollkommen homogen. Wahrscheinlich haben sie aber eine ähnliche Zusammensetzung aus Achsenfaden und Hüllplasma wie die Geißeln.

Wie bei den Flagellen, so ist auch bei den Cilien die Verbindung mit dem Ektoplasma vielfach eine sehr komplizierte. Der Ursprung des freien Wimperhaares ist bei allen darauf untersuchten Formen in einer Vertiefung der Körperoberfläche zu finden. Selten ist für jede Wimper ein gesondertes Grübchen vorhanden (Paramaecium, Fig. 46), meist entsprechen den Cilienreihen längere Furchen, in deren Grund die Cilien eingepflanzt sind, und welche durch ihre Anordnung und ihren Verlauf den verschiedenen Infusorien eine eigenartige Oberflächenskulptur verleihen.

Jede einzelne Cilie nimmt ihren Ursprung im Ektoplasma oder an dessen Innenseite aus einer besonderen Differenzierung, dem sog. Basalkörperchen. Selten sind fadenförmige Verlängerungen eines Achsenfadens in das Innere des Zellplasmas gefunden worden, wie sie bei den Flagellen so häufig vorkommen.

Basalkörperchen sind basale Verdickungen der Ciliensubstanz oder wahrscheinlicher der Achsensubstanz der Cilie, welche im Leben infolge ihrer geringen Größe nur schwer als stärker lichtbrechende Körnchen wahrnehmbar sind. Sie lassen sich aber sehr gut mit Eisenhämatoxylin färben und auf Schnitten als kugel-, ei- oder birnförmige Gebilde erkennen (vgl. Fig. 77, S. 64).

Jede einzelne Wimper schwingt annähernd in einer Ebene hin und her; so kommt eine typische Ruderbewegung der einzelnen Wimper zustande. Deren Nutzeffekt für die Bewegung des ganzen Tieres wird bei Wimperkleidern, welche aus vielen kleinen, gleichartigen Cilien bestehen, dadurch gewährleistet, daß die in einer Reihe hintereinander stehenden Cilien metachron schlagen, während die in der Querrichtung der Reihen nebeneinander stehenden Cilien synchron schlagen. Keine Wimper schlägt spontan für sich, sondern bei der regulären Bewegung schlagen alle Wimpern einer Reihe, „von einem Ende beginnend, in genau gleichem Rhythmus und in genau gleicher Aufeinanderfolge, so daß jeder Schlag der ersten Wimper

von einem Schlag der zweiten, dann der dritten, vierten usw. gefolgt ist". Jede „beginnt stets sofort ihre Bewegung, nachdem die vorhergehende Wimper begonnen und noch ehe dieselbe ihre Bewegung vollendet hat. So kommt es, daß, von der letzten Wimper einer Reihe

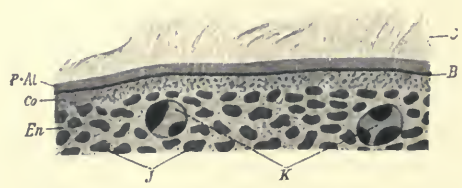



Fig. 47.

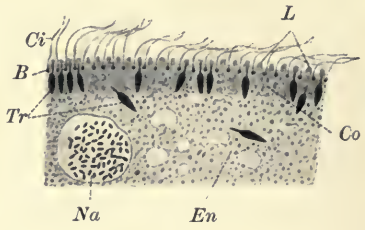



Fig. 48.

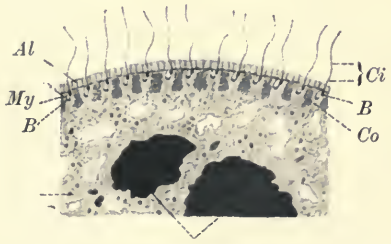



Fig. 49.

Fig. 47. Gleichmäßige Bewimperung bei Opalina ranarum. Schnitt parallel einer Wimperreihe. (Nach H. N. Maier.) Stück der Oberfläche. *C* Cilien. *B* Basalkörper. *PAl* Alveolarsaum des Plasmas. *Co* Corticalplasma. *En* Entoplasma. *K* Kern. *I* Inhalt.

Fig. 48. Teil eines Querschnittes durch Paramaecium caudatum. *L* Leistchen der Oberfläche, zwischen ihnen die Furchen. *Co* Corticalplasma. *En* Entoplasma. *Na* Nahrungsvakuole. *Tr* Trichocysten. *B* Basalkörper. *Ci* Cilie. (Nach Maier aus Gurwitsch.)

Fig. 49. Teil eines Querschnittes durch Prorodon teres. *Al* Alveolarsaum. *My* Querschnitte durch Myoneme. Sonst alle Bezeichnungen wie Fig. 48. (Nach Maier aus Gurwitsch.)

her nach der ersten hin gerechnet, jede obere Wimper der unteren um einen geringen Bruchteil der Bewegung voraus ist" (nach Verworn). (Fig. 50.)

So kommt die typische Bewegung eines Wimperfeldes zustande, welches jedem Beobachter den Vergleich mit einem vom Wind bewegten Aehrenfeld aufdrängt.

Fig. 50. Schema der Cilienbewegung. (Nach Verworn.)

Spezialisierte Bewegungsformen werden erzielt, indem Reihen von Cilien zu größeren, für die Wasserbewegung wirksameren Organellen verschmelzen, als welche unterschieden werden: Membranellen, undulierende Membranen und Cirren. Alle diese Bildungen sind wohl mit Recht als durch Verklebung oder Verschmelzung zahlreicher Cilien entstanden zu betrachten; denn wenn sie auch vielfach im Leben eine Differenzierung in einzelne Fasern nicht erkennen lassen, so ist eine solche stets an abgetöteten Exemplaren, besonders nach Behandlung mit Sodalösung oder nach Färbung mit Eisen-

hämatoxylin, nachzuweisen. Auch ist durch neuere Untersuchungen sichergestellt (N. Maier), daß jeder der Fasern ein Basalkörperchen entspricht, wodurch die Homologisierung mit je einer Cilie eine weitere Bekräftigung erhält.

Die Längenausdehnung dieser Organellen wird durch ihre Zusammensetzung aus einem mehr oder minder großen Stück einer Cilienreihe, ihre Dicke durch ihre Zusammensetzung aus den Bestandteilen von einer, zwei oder mehr Cilienreihen bedingt; das läßt sich ebenfalls in klarster Art durch den Nachweis der Reihen von Basalkörperchen demonstrieren.

Obwohl die undulierenden Membranen und die Membranellen fast ausschließlich als Organellen zur Nahrungsaufnahme Verwendung finden, sei ihr Bau im Zusammenhang an dieser Stelle kurz erörtert, während die Cirren eine etwas genauere Schilderung erfordern.

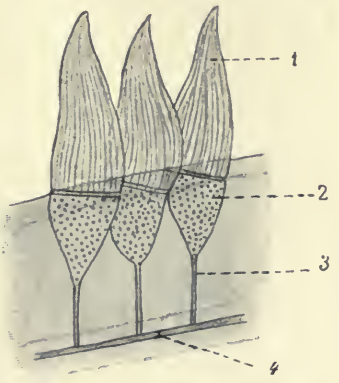



Fig. 51. Drei Membranellen der adoralen Zone von Stentor. (Nach Schuberg 1890 und Gruber 1893.) *1* die Wimperlappen. *2* Basallamelle. *3* Endfaden. *4* Basalfibrillen. (Aus Lang.)

Die undulierenden Membranen (der Ciliophoren im Gegensatz zu den ähnlich aussehenden, aber anders gebauten undulierenden Membranen der Flagellaten) sind bewegliche Hautsäume von meist rechteckiger Form, welche viel länger als breit und mit der einen Längsseite dem Ektoplasma eingepflanzt zu sein pflegen. Im einfachsten Fall entsprechen die undulierenden Membranen einer Reihe miteinander vereinigter Cilien, deren Basalkörper sich gemeinsam als Basalsaum darstellen. In anderen Fällen ist die Zusammensetzung aus mehreren (3, 5 bis 10) Cilienreihen nachgewiesen, welche dann auch in der Querrichtung miteinander verschmolzen sind; dann sind auch entsprechend viele Basalsäume vorhanden. Außerdem findet die ganze kräftig wirkende Organelle eine Stütze in einer gegen das Entoplasma vorragenden ektoplasmatischen Verdickung, der Basallamelle, auf deren äußerem Teil die Basalkörperchen des Basalsaumes liegen. Die Bewegung einer undulierenden Membran erfolgt genau in der Weise, als handle es sich um eine nicht verschmolzene Cilienreihe, indem jedes einzelne Element gegen das vorhergehende metachron schlägt; so kommt die charakteristische, wellenförmige Bewegung der undulierenden Membran zustande.

Die Membranellen sind drei- oder viereckige, lebhaft ruderartig schlagende Plättchen, welche sich ebenfalls in ihrem Aufbau durch Verschmelzung zahlreicher Cilien erklären lassen, und zwar bestehen sie aus zwei Reihen von Fasern und haben dementsprechend zwei Basalsäume; auch bei den Membranellen sind nicht selten Stützapparate ausgebildet, welche oft sehr kompliziert gebaut sind. Man unterscheidet Basalwülste, Basallamellen, Basalfibrillen usw. (Fig. 51).

Als Membranulen werden aus nur einer Cilienreihe zusammengesetzte Schwimmplättchen am Körper verschiedener Infusorien

von den nur in der adoralen Zone vorkommenden, im Dienste der Nahrungsaufnahme stehenden Membranellen unterschieden.

Die Cirren schließlich sind lange, steife, nach allen Seiten bewegliche Lokomotionsorganellen, welche nicht wie die Mehrzahl der sonstigen Ciliengebilde fortgesetzt gleichmäßig rudern, sondern sie werden ruckweise nach Bedarf bewegt. Der Körper des Infusors kann auf ihnen wie auf Stelzen ruhen; durch Rudern, Schreiten, Schieben kann die Fortbewegung mit ihnen vermittelt werden. Cirren sind meist an der Basis sehr dick und gegen das freie Ende hin zugespitzt.

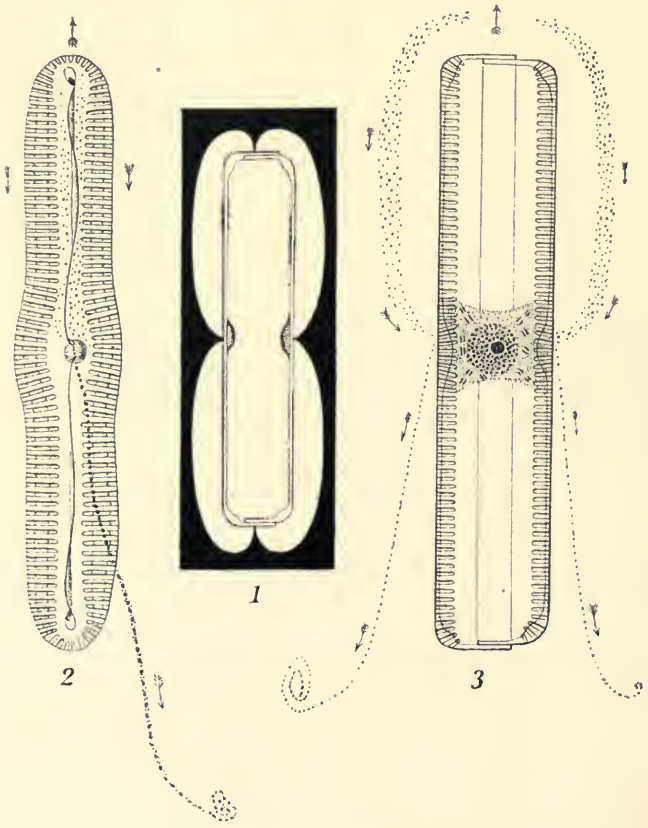



Fig. 52. Bewegungserscheinungen bei Diatomeen. 1 Individuum von Pinnularia viridis Ehrb., umgeben von einem Hof von Tusche. 2 von der Schalenseite, 3 von der Gürtelbandseite gesehen. Der Pfeil am Vorderende bezeichnet die Richtung, in welcher sich die Diatomee bewegt, die punktierten Linien und die übrigen Richtungspfeile deuten die Bewegung der Gallertfäden an. (Nach Lauterborn aus Oltmans.)

Auch sie sind aus einer größeren Anzahl cilienartiger Einzelelemente aufgebaut, welche zu einem Bündel von kreisrundem, elliptischem, polygonalem oder rechteckigem Querschnitt vereinigt sind. Ihnen entsprechen aus zahlreichen Basalkörperchen bestehende Basalplatten, mit denen sehr eigenartige Stützgebilde, Basalfasern etc. in Verbindung treten können.

*Die Verwendung von Zellprodukten zur Förderung der Lokomotion.*

Bei vielen Protozoen treten nicht nur lebende Organellen, sondern auch unbelebte Ausscheidungen des Körpers in den Dienst der Lokomotion.

Bei Amöben und Thalamophoren wird an der Oberfläche des Ektoplasmas ein klebriger, fadenziehender Schleim abgeschieden, welcher den Pseusopodien das Haften auf der Unterlage ermöglicht und so die nötigen Fixationspunkte bei der Lokomotion schafft. Bei manchen Formen tritt die entsprechende Substanz in Form von Tröpfchen, sogenannten Klebkörnern auf. Hält man solche Rhizopoden in Uhrgläsern, so ist der ganze Boden nach einiger Zeit mit einem feinen Netz der schleimigen Kriechspuren bedeckt.

Bei einigen Organismengruppen glauben einige Forscher in solchen Schleimabsonderungen das wichtigste Moment bei der Bewegung erblicken zu dürfen. Diatomeen, Desmidiaceen, Gregarinen und gewisse Zustände von Coccidien haben die Fähigkeit, sich in stetig gleitender, eigentümlich wackelnder Bewegung ohne Gestaltsveränderung, und ohne daß die Tätigkeit irgendwelcher Organellen erkennbar wäre, von der Stelle zu bewegen.

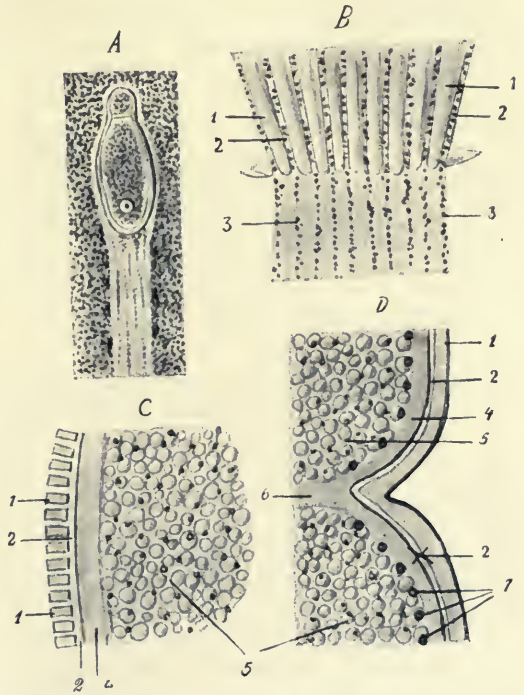



Fig. 53 A—D. Clepsidrina Munieri Schneid. A In Bewegung begriffenes Tier, welches in fein zerriebener Tusche eine Gallertspur hinterläßt. B Hinterende desselben. *1* Cuticularippen. *2* Furchen. *3* austretende Gallertfäden. C Stück eines Quer-, D eines Längsschnittes. *1* Cuticula mit Rippen. *2* Gallertschicht, durch die Furchen nach außen offen. *4* Ektoplasma. *5* Entoplasma. *6* Fortsetzung des Ektoplasma als Scheidewand zwischen Proto- und Deutomerit. *7* Muskelfibrillen. (Aus Lang nach Schewiakoff.)

Bei den verschiedenen Formen ist nun nachgewiesen, daß sie eine besonders starke Schleimabsonderung besitzen, welche in Form dicker, erstarrender Schleimfäden bei der Bewegung als deutlich nachweisbare Kriechspur hinter ihnen zurückbleibt.

Speziell für die Gregarinen hat Schewiakoff nachgewiesen, daß zwischen Ektoplasma und Cuticula solcher Schleim in großen Mengen abgesondert und durch Furchen an der ganzen Oberfläche des Körpers entleert wird. Dadurch fließt nach hinten zu ein aus den Schleimfäden sich zusammensetzender Schleimzylinder ab, welcher

alsbald an der Unterlage festhaftet und erstarrt. So entsteht hinter dem Tier ein hohler Gallertstiel, welcher bei seinem Erstarren und bei der steten Neubildung von Schleim das Tier kontinuierlich vor sich herschiebt.

Wenn auch die Richtigkeit der Beobachtungen allgemein anerkannt wird, so haben sich doch vielfache Zweifel an den Deutungen ergeben, und die Bewegung der Diatomeen und Gregarinen wurde von verschiedenen Autoren auf andere Weise zu erklären gesucht. Jedenfalls spielt aber der Gallertstiel eine sehr wichtige Rolle bei der Bewegung der betreffenden Organismen. Bei gewissen Stadien der Malariaparasiten und von Coccidien vereinigen sich Kontraktionsbewegungen des Körpers und Ausscheidung eines Gallertstiels, um die Vorwärtsbewegung zustande zu bringen.

Auch bei Flagellaten ist Schleimabsonderung vielfach beobachtet worden. Bei ihnen spielt der Schleim vorwiegend eine Rolle als Bewegungshindernis. Bei der sog. „Agglomeration" der Trypanosomen verkleben diese untereinander und mit der Unterlage durch eine Schleimabsonderung in der Region des Blepharoplasts.

Vor allem spielt aber Schleimabsonderung und ähnliche Ausscheidungen eine wichtige Rolle bei der Hüllenbildung (s. u.)

### Bewegungserscheinungen innerhalb des Protozoenkörpers und deren morphologische Grundlagen.

Die Pseudopodienbildung bei den Amöben ist von einer unablässigen Verlagerung der einzelnen Plasmapartien begleitet; die Plasmaströmungen stehen hier bei der plastischen Beschaffenheit des ganzen Körpers im engsten Zusammenhang mit seinen Formveränderungen. Dieser Zusammenhang verschwindet immer mehr, je mehr starre und feste Gebilde im Körper der höher differenzierten Protozoen auftreten; wir werden solche Gebilde unten als Skelette, als stützende und formgebende Substanzen kennen lernen.

Auch bei Protozoen, welche ringsum mit einer starren Hülle umgeben sind, findet wie bei den von einer festen Membran umhüllten Pflanzenzellen im Innern Protoplasmaströmung in Gestalt von Rotation des gansen Inhalts[1]) oder von bestimmt gerichteten Strömen einzelner Plasmapartien statt. Aber durch solche Plasmabewegungen wird die äußere Form der Tiere in keiner Weise mehr beeinflußt.

Dennoch können solche Tiere für bestimmte Lebensverrichtungen die äußere Form ihres Körpers verändern. Dazu bedarf es aber besonderer Differenzierungen, welche in Form von kontraktilen Fibrillen und ihren entsprechenden gelenkartigen Bildungen, elastischen Hüllen etc. ausgebildet sind.

Die an die Muskeln der höheren Tiere erinnernden kontraktilen Fibrillen sind es, welche an dieser Stelle eine kurze Darstellung zu erfahren haben. Durch ihr Vorhandensein wird die Beweglichkeit bestimmter Körperteile zu einer fest geregelten: die apolare Bewegung des Protoplasmas wird durch plasmatische Differenzierungen zu einer polar differenzierten, indem die langgestreckten Fibrillen sich nur in der Richtung ihrer Längsausdehnung zu kontrahieren vermögen.

---

1) Solche Protoplasmaströmungen findet man auch vielfach als „Cyklose" bezeichnet.

Der Vorteil dieser Differenzierungen beruht darauf, daß gegenüber den Bewegungen des undifferenzierten Protoplasmas diejenigen der kontraktilen Fasern besonders energische sind; auch wird ihre Arbeitsleistung noch durch Hebel- oder Elastizitätswirkungen verstärkt, indem sie an festen Membranen, Skeletten etc. inserieren und auf diese einwirken.

Die kontraktilen Fibrillen, auch Myoneme genannt, bestehen aus langen, dünnen, drehrunden oder bandförmigen, stark lichtbrechenden Fasern, welche sowohl im Ektoplasma als auch im Entoplasma

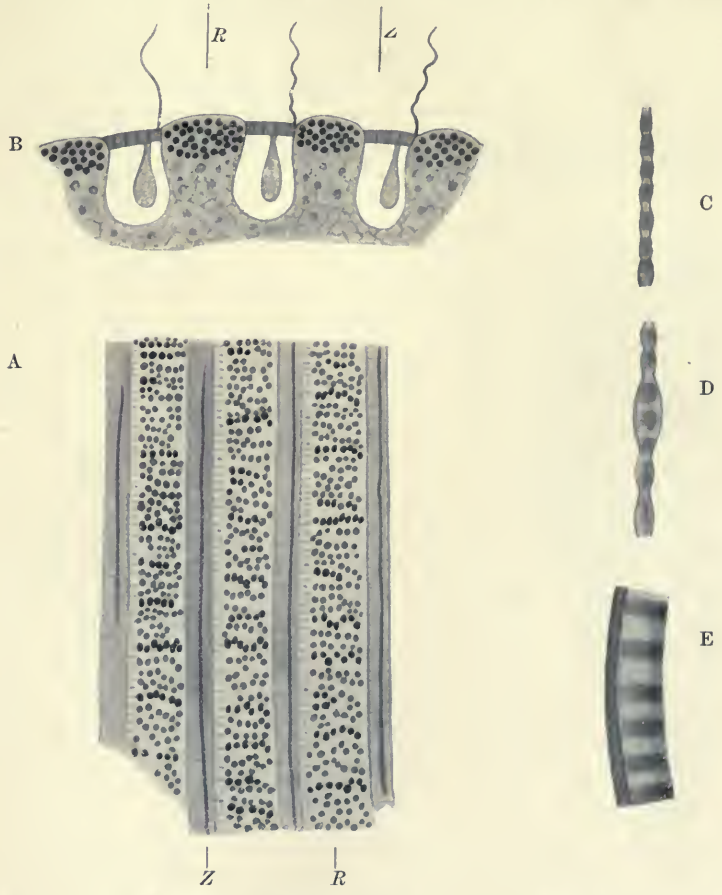



Fig. 54. A—D Myoneme von Stentor coeruleus, E von St. Roeselii. A von der Fläche, B im Querschnitt. *R* Rippenstreifen. *Z* Zwischenstreifen, mit Myonemkanal und Myonemband. C und D Isolierte Myonemstücke von der Kante, E ein solches von der Fläche (Querstreifung). (Sehr stark vergrößert.) (Nach Schröder.)

auftreten, meist sich aber deutlich als Differenzierungen des ersteren erkennen lassen. Vielfach kann man an ihnen keine feinere Struktur wahrnehmen; in anderen Fällen bieten sie das Bild einer Querstreifung dar, indem dichtere Schichten mit weniger dichten abwechseln. In manchen Fällen gelingt es, diese Struktur auf alveolären Bau zurückzuführen.

Am besten untersucht sind die Myoneme von Stentor. Bei diesen Infusorien ist die Oberfläche des Körpers mit feinen Streifen bedeckt, welche der Längenausdehnung des Körpers folgen und, teils vom Fußende des Tieres, teils von einer „Verästelungszone“ entspringend, bis zur Wimperspirale verlaufen (Fig. 55); ein zweites System folgt in spiraliger Anordnung dem Umkreis der Mundscheibe und dem sich in letztere einsenkenden Trichter. Die Streifung ist durch einen Wechsel etwas vorstehender Rippenstreifen und homogener flacher Zwischenstreifen bedingt. Unter letzteren verläuft ein Kanal (Fig. 54 A u. B), in welchem das lange Band des Myonems liegt. Das stark lichtbrechende Myonemband hat im Querschnitt eine Höhe von etwa 3—7 μ, eine Dicke von 1 μ; die Dicke nimmt bei der Kontraktion zu. Das gilt offenbar besonders für die stärker lichtbrechenden Schichten, welche in den Myonemen von Stentor mit schwach lichtbrechenden abwechseln und so das Bild einer quergestreiften Muskelfaser erzeugen (Fig. 54 C, D u. E).

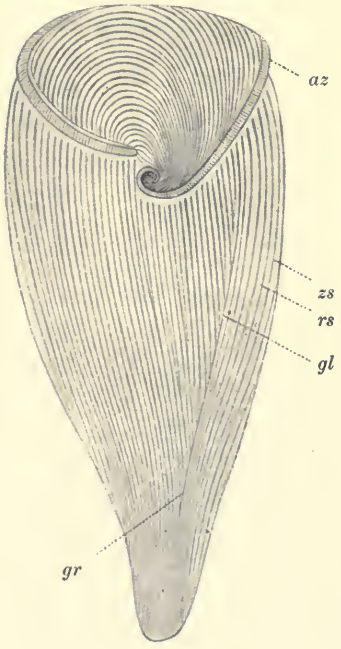



Fig. 55.

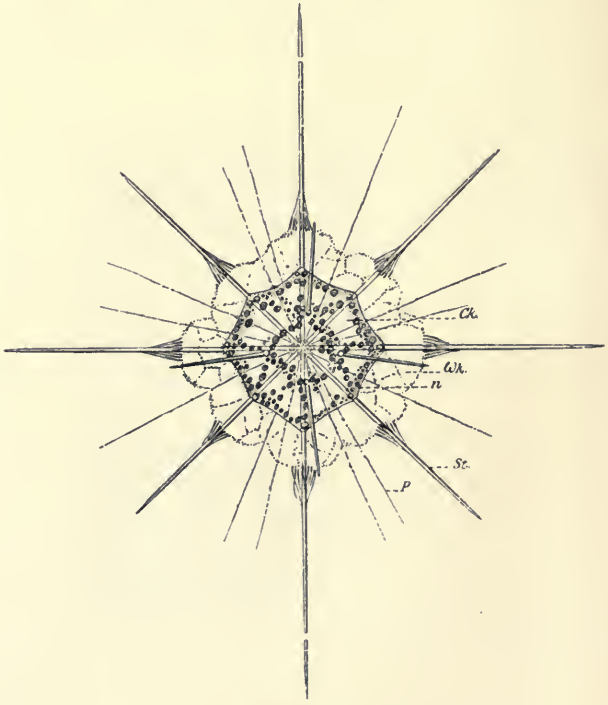



Fig. 56.

Fig. 55. Stentor coeruleus, von der Bauchseite gesehen. Zeigt den Verlauf der Myoneme. *az* adorale Membranellenzone. *rs* Rippenstreifen. *zs* Zwischenstreifen. *gl* linker, *gr* rechter Grenzstreifen der Verästelungszone. (Nach Schuberg.)

Fig. 56. Acanthometra elastica. *Ck* Zentralkapsel. *Wk* extrakapsulärer Weichkörper. *n* Kern. *St* Stacheln. *P* Pseudopodien. (Nach R. Hertwig.)

Kontraktile Fibrillen können als Längsfaserschicht ausgebildet sein, z. B. bei den Stentorarten. Als Ringfaserschicht sind die Myoneme der Gregarinen entwickelt; bei diesen Sporozoen

ist die tiefere Schicht des Ektoplasmas erfüllt von einer dichten Lage von äußerst feinen Fibrillen, welche kreisförmig (vielleicht auch spiralig) verlaufen und zwischen welchen zahlreiche Anastomosen vorkommen. Die Fasern, welche in kleinen Kanälchen liegen, sind häufig quergestreift (s. die Querschnitte Fig. 53 D, S. 45).

In den beiden geschilderten Fällen beruht die Wirkung der Fibrillen auf dem Vorhandensein einer festen Hüllschicht, welche den ganzen Körper einhüllt, und an welche sich die Myoneme unmittelbar anschließen. So bewirken sie durch ihre Kontraktionen die Körperverkürzungen von Stentor und die peristaltischen Bewegungen des Gregarinenkörpers.

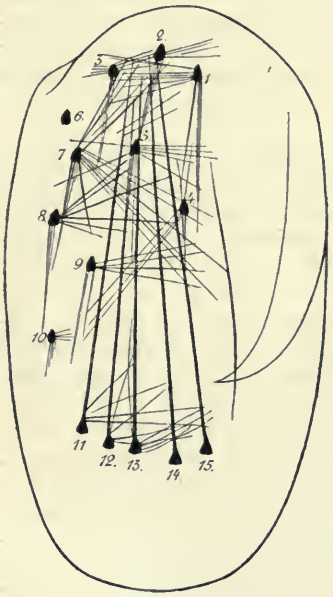



Fig. 57.

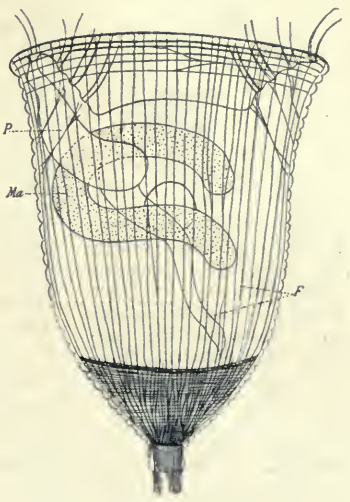



Fig. 58.

Fig. 57. Fibrilläre Differenzierungen bei dem Ciliaten Euplotes harpa. *1—15* Ansatzpunkte der Cirren. (Nach Prowazek.)

Fig. 58. Schematische Darstellung des Verlaufs der Körpermyoneme bei Campanella umbellaria. (Nach O. Schröder.)

Bei den Acanthometriden (Radiolarien) inserieren 8—30 kontraktile Fibrillen, welche hier Myophrisken (Fig. 56) genannt werden, mit dem einen Ende an den Skelettstacheln; das andere Ende ist an dem Gallertmantel befestigt, welcher als weite Hülle den Weichkörper des Radiolars umhüllt. Durch die Kontraktion der Myophrisken erfolgt eine Volumvergrößerung des Tieres, wodurch bei diesen im Meer schwebenden Formen hydrostatische Wirkungen erzielt werden.

Noch komplizierter ist Anordnung und Wirkungsweise der kontraktilen Fibrillen bei manchen Ciliophoren. Hier finden wir Längsfaser- und Ringfasersysteme, sowie Hebelvorrichtungen komplizierter Art. Bei den Heterotrichen handelt es sich in der Hauptsache um längs oder spiral verlaufende Fasern, welche das Tier zu

energischen Kontraktionen befähigen. Bei den Peritrichen finden wir Kombinationen verschiedener Systeme, welche das Tier befähigen, sich plötzlich zusammen- und zurückzuziehen, welche diese festsitzenden Formen in Gehäuse zurückschnellen und Deckel über sich schließen lassen, welche dazu dienen, die spiraligen Kontraktionen der Stiele herbeizuführen u. s. w. (Fig. 58).

## E. Stützsubstanzen und Skelettbildungen.

Alle höheren Komplikationen im Bau der Protozoen erscheinen aufs engste verbunden mit der Ausbildung von festen Substanzen am oder im Körper dieser Tiere. Schon im Kapitel über die Bewegungsorganellen sahen wir mit deren steigender Vervollkommnung das Bedürfnis nach festen Fixationspunkten für die bewegenden Organellen wachsen.

Fig. 59. Schnitt durch eine Amoeba verrucosa, welche mit Kalilauge behandelt wurde. Nur das verdichtete Ektoplasma und die Schichten um Kern und Nahrungskörper sind ungelöst geblieben. (Nach Rhumbler aus Gurwitsch.)

Niedere Rhizopoden suchen solche Fixationspunkte von Fall zu Fall außerhalb ihres Körpers, indem sie ihre Pseudopodien mit Hilfe von klebrigen Ausscheidungen an feste Gegenstände der Umgebung heften. Aber schon bei manchen Amöben erreicht die äußerste Schicht des Ektoplasmas eine so dichte, zähflüssige Beschaffenheit, daß dem Formwechsel der betreffenden Formen dadurch bestimmte Grenzen gezogen werden (Fig. 59). Die Tiere sind nur zu sehr langsamen Formänderungen befähigt, welche nur in der Bildung plumper, breiter Aussackungen der Körperwand sich äußern. Von solchen Formen leiten uns fortlaufende Uebergänge zu Protozoen, deren äußerste, in das Ektoplasma kontinuierlich übergehende Körperschicht eine starre Hülle darstellt. Ihnen stehen jene Formen gegenüber, welche außerhalb ihres Ektoplasmas eine entweder diesem dicht anliegende oder mehr oder weniger abstehende Hülle durch Sekretion absondern. Morphologisch ist oft der Unterschied zwischen Zellhüllen aus beiden Gruppen schwer oder gar nicht nachzuweisen.

1) Unter einer Pellicula verstehen wir eine Körperbedeckung, welche aus einer verhärteten Außenschicht des Ektoplasmas besteht. Vielfach sieht man die Alveolarstruktur des Protoplasmas direkt in die Pellicula übergehen. Bei Ciliaten besteht die Pellicula oft aus der äußeren Wandmasse des Alveolarsaumes, welcher das ganze Tier an der Oberfläche umgibt. Eine Pellicula kann von ihrem Träger bei den Umwandlungen, welche derselbe bei seinen verschiedenen Lebensäußerungen erfährt, eingeschmolzen und umgeformt werden; sie wird bei Teilungsprozessen mitgeteilt und bleibt bei Vermehrungsvorgängen niemals als leere Hülle zurück. Sie besteht also offenbar nach unserer oben gegebenen Definition (S. 9) aus Stereoplasma.

Eine Pellicula schließt das Ektoplasma von der Außenwelt vollkommen ab, so daß besondere Durchbohrungen notwendig sind, damit das Ektoplasma hervortreten kann oder damit Nahrungskörper u. dgl. in das Innere des Tierkörpers gelangen können.

Die Pellicula stellt sich als dünne, stark lichtbrechende Schicht dar, deren Festigkeitsgrad bei den verschiedenen Formen ein sehr verschiedener sein kann. Meist haben wir in ihr eine feste, aber sehr elastische Membran zu erblicken, welche durch innerhalb und außerhalb des Tierkörpers wirkende Kräfte weitgehende Deformationen erfahren kann; infolge der Elastizität nimmt aber das Tier, wenn die deformierenden Kräfte zu wirken aufhören, seine Eigenform wieder an. Solche Formänderungen werden unter der Bezeichnung „Metabolie“ zusammengefaßt (Fig. 60). Sie sind besonders auffallend bei Organismen, bei denen sie regelmäßig durch innere Kräfte, d. h. durch Plasmabewegungen, veranlaßt auftreten, z. B. bei gewissen Flagellaten. Infolge der Starrheit der Pellicula kommt es bei solchen Formen (im Gegensatz zu den Amöben mit dicker, aber weicherer Pellicula) nicht zu Pseudopodienbildung.

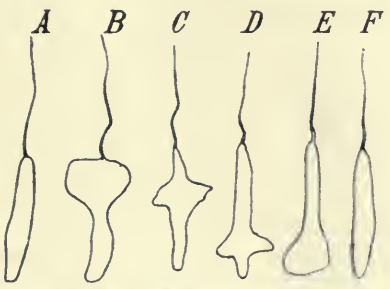



Fig. 60. Metabolie bei Peranema. (Orig. nach dem lebenden Objekt.)

Die Pellicula läßt eine besondere innere Struktur, z. B. Schichtung aus verschiedenen Lagen, nicht erkennen. Dagegen ist auf der Außen- und Innenseite vielfach eine komplizierte Skulptur (Fig. 61) vorhanden, welche aus Feldern, Gruben, Leisten, Furchen, Höckern u. dgl. (vgl. auch die Querschnitte Fig. 48, 49 und 54 B) bestehen kann.

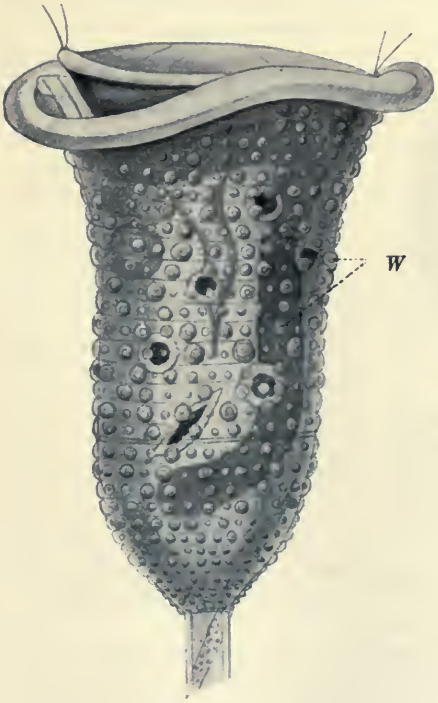



Fig. 61.

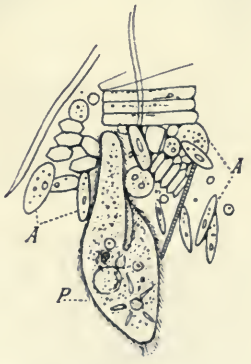



Fig. 62.

Fig. 61. Skulpturen der Pellicula bei Vorticella monilata. *W* Warzen. (Nach O. Schröder.)

Fig. 62. Paramaecium (*P*), welches sich durch Algen (*A*) hindurchzwängt und dabei passiv deformiert wird. (Orig.)

Die chemische Analyse läßt die Pellicula von allen chitinösen Bildungen deutlich unterscheiden und erweist ihre Zusammensetzung aus Eiweißsubstanzen.

Die auf die Pellicula folgende Schicht des Ektoplasmas, welche besonders bei größeren Formen (Ciliaten, Gregarinen) ausgebildet ist, bei kleineren in der Regel nicht hervortritt und als Corticalplasma bezeichnet wird, ist in manchen Fällen scharf von der Pellicula getrennt, in anderen Fällen ist ein allmählicher Uebergang zu konstatieren. Das Corticalplasma kann vielerlei Einlagerungen zeigen; in ihm sind bei den Ciliaten meist die Basalkörperchen der Cilien, die Myoneme usw. eingebettet. Mit dem Corticalplasma stehen in engstem Zusammenhang jene ektoplasmatischen Stützbildungen, wie Basalwülste, Basallamellen, Basalfasern etc., welche wir oben schon erwähnt haben (vgl. auch Fig. 57). Bei manchen Formen, so gewissen Ciliaten, kann man noch verschiedene weitere Schichten im Ektoplasma unterscheiden.

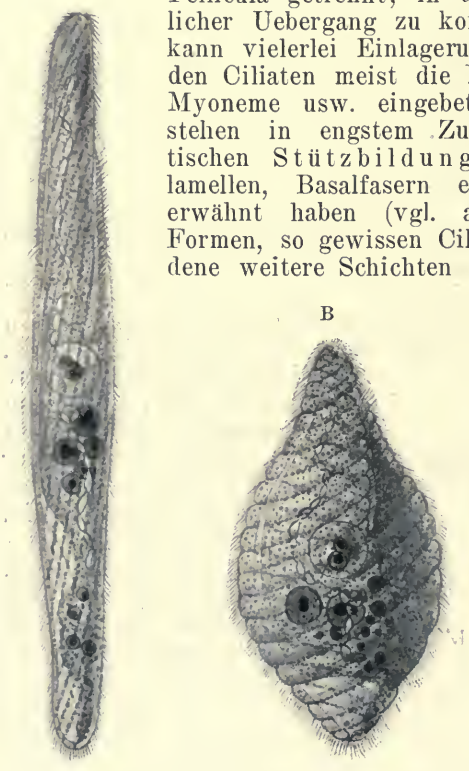



Fig. 63 A und B. Spirostomum ambiguum. A in gestrecktem, B in kontrahiertem Zustand, um die Formänderung durch die Wirkung kontraktiler Fasern bei einem Infusor mit konstanter Eigenform zu zeigen. (Orig. nach dem Leben.)

Diese starren plasmatischen (stereoplasmatischen) Bildungen stellen mit der Pellicula zusammen z. B. bei den Ciliaten ein ganzes System dar, welches die Grundlage der oft sehr komplizierten Eigenformen dieser Gruppe, sowie ihrer Formänderungen bildet und die fixen Punkte für ihre Lokomotionsorganellen liefert. Im Corticalplasma liegen auch die sogenannten Trichocysten, ovale, stäbchen- oder spindelförmige Gebilde, welche bei Druck zu langen Fäden explodieren und aus der Oberfläche des Protozoons hervortreten. Näheres über die Trichocysten und ihre Bedeutung findet sich im Kapitel IV, bei den Anpassungen der Ernährungsweise.

Im Zusammenhang mit diesen Bildungen sind auch jene schon oben erwähnten Verfestigungen plasmatischer Substanz zu betrachten, welche in der Achse von Filopodien und Rhizopodien als vorübergehende Stützgebilde vorkommen.

Während die Bildung und Bewegung der gewöhnlichen Lobopodien und Filopodien nach den physikalischen Gesetzen, welche für Flüssigkeiten Geltung haben, speziell nach den Gesetzen der Oberflächenkräfte erklärbar ist, stellen sich dem Verständnis der Rhizopodien mit sogenannter Körnchenströmung (vgl. S. 34) viel größere Schwierigkeiten entgegen. Die auf der einen Seite des Rhizopodiums zentrifugal erfolgende Körnchenwanderung, welcher gleichzeitig eine zentripetale Rückwanderung auf der anderen Seite entspricht, ist nur

verständlich, wenn wir eine feste oder gelatinös starre Achse im Zentrum des Rhizopodiums annehmen. Eine solche ist in vielen Fällen mit unseren Hilfsmitteln nicht wahrzunehmen; manchmal jedoch ist sie mit Leichtigkeit erkennbar, so bei den Pseudopodien der Heliozoen. Sie stellt sich dort als stark lichtbrechende, wohlabgegrenzte axiale Bildung dar, welche aus eiweißartiger Substanz besteht, leicht in gewöhnliches Protoplasma umgewandelt werden kann und bei der Neubildung eines Pseudopodiums neu sich verdichtet. Die Substanz kann also vom Gel- in den Solzustand übergehen und umgekehrt. In anderen Fällen, in denen man am lebenden Tier eine solche Achse nicht wahrnehmen kann, ist sie bei geeigneter Fixierung und Färbung darstellbar (Fig. 36 und 37, S. 36). Wie ich oben (S. 36) angeführt habe, konnte ich eine solche stereoplasmatische Achse neuerdings bei den Rhizopodien der Foraminiferen und anderer Rhizopoden mit Sicherheit nachweisen.

Solche stereoplasmatische Bildungen können bestimmend für die Form eines Protozoons sein. So ist dies bei den Heliozoen der Fall. Die vielkernigen Heliozoen sind zu ziemlich weitgehenden Formveränderungen befähigt, indem bei ihnen die stereoplasmatischen Pseudopodienachsen frei im Plasma stecken. Die einkernigen Formen sind dagegen relativ sehr formkonstant, da die Pseudopodienachsen bei ihnen entweder an der Kernmembran oder an einem Zentralkorn inserieren. Für Formänderungen solcher Tiere sind stets Formänderungen dieser zentralen Gebilde maßgebend.

An dieser Stelle wird auch am geeignetsten der Zentralkapselmembranen der Radiolarien zu gedenken sein. Es sind dies kugelschalenförmige oder komplizierter gestaltete Membranen, welche im lebenden oder gut konservierten Körper vieler Radiolarien eine Trennung zwischen dem das Entoplasma und den Kern enthaltenden intrakapsulären Weichkörper und dem aus einem plasmatischen Netzwerk und meist reichlicher Gallertsubstanz bestehenden extrakapsulären Weichkörper herbeiführen (vgl. Fig. 56, S. 48). Die Membran besteht meist aus einer chitinartigen Substanz und wird bei der gewöhnlichen Zweiteilung mitgeteilt. Sie kann mannigfache Formveränderungen und Skulpturen aufweisen, besonders in der Nachbarschaft der Oeffnungen.

Von besonderer Bedeutung ist die Zahl und Anordnung dieser Oeffnungen, welche entweder als einzige größere Perforation der Zentralkapselwand oder in größerer Anzahl, aber dann in Form von feinen Poren den intra- und extrakapsulären Weichkörper verbinden.

2) Innere Skelettbildungen sind ebenfalls bei den Protozoen weitverbreitet und in verschiedenartigen Formen und mancherlei chemischen Zusammensetzungen ausgebildet. Den stereoplasmatischen Bildungen schließen sich die Fibrillen und Strahlen an, die sich im Körper vieler Protozoen finden.

Solche festen Strukturen sind überall dort vorauszusetzen, wo das flüssige Plasma des Protozoenkörpers in einer mehr oder weniger konstanten Eigenform auftritt. Da sehen wir die Form der stets zur Annahme der Kugelgestalt strebenden Flüssigkeit durch Fibrillen etc. beherrscht, wie das auch bei anorganischen Flüssigkeiten experimentell auf Grund der von Plateau u. a. genauer erforschten Kapillaritätsgesetze dargestellt werden kann. (Vgl. Fig. 64 und 65.)

Solche Stützgebilde können manchmal stabförmig sein und als Achse für die ganze Körpergestalt des Protozoons dienen (Fig. 64 B). Bei den Ciliaten stützen sie nicht selten als sogenannter Reusenapparat die Schlundröhre (Fig. 66 und 77, S. 64).

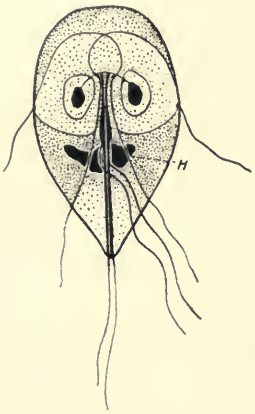



Fig. 64 A.

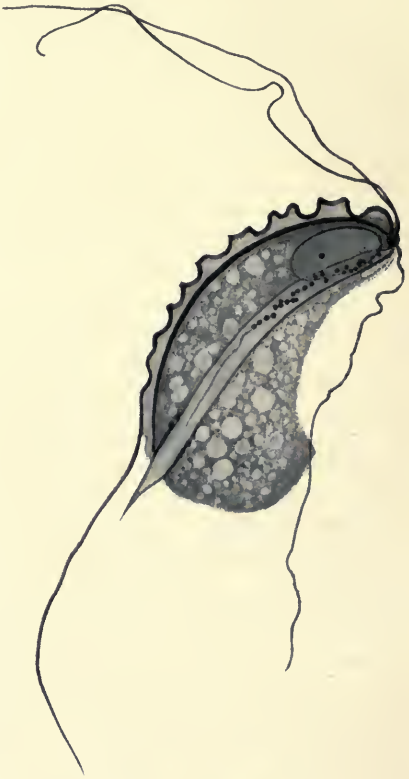


Fig. 64 B.

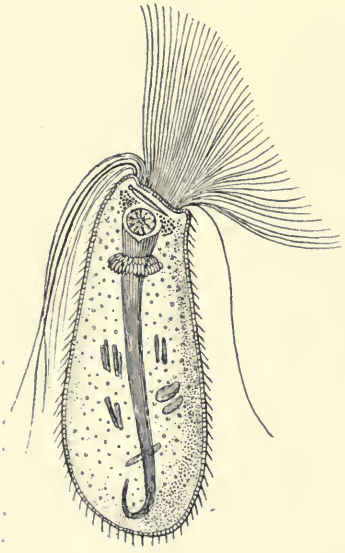


Fig. 65.

Fig. 66.

Fig. 64. Stützfibrillen als formbestimmende Elemente im Körper von Flagellaten. A kompliziertes System von Stäbchen und Fibrillen im Körper von Lamblia intestinalis. (Nach Bensen.) B Trichomonas lacertae. Exemplar mit starker Randfibrille und mächtigem, formgebendem Achsenstab. (Orig. nach Zeichnung von Prof. Kühn.)

Fig. 65. Joenia annectens Grassi. (Nach Bütschli.)

Fig. 66. Reusenapparat von Chlamydodon mnemosyne Stein in seitlicher Ansicht. (Nach v. Erlanger aus Lang.)

Indem die äußeren Teile der aus kohlensaurem Kalk gebildeten Kammerwände von Foraminiferen beim Ansatz neuer Kammern umkleidet werden, werden sie zu Bestandteilen eines Innenskelettes, welches aber in seiner neuen Lage im Körper keine mechanische Funktion besonderer Art und somit keine entsprechende Struktur besitzt. Anders verhält es sich bei den aus Kieselsäure oder Strontiumsulfat bestehenden Skeletten der Radiolarien und Heliozoen. Wahrscheinlich sind dieselben ebenfalls stets auf eine organische Grundlage zurückzuführen, in welcher die mineralische Substanz eingelagert ist. Diese verkieselten Elemente sind einfachlichtbrechend, in Form von Stacheln, Strahlen, Kugeln, Mehrstrahlern, Gitterbildungen etc. ausgebildet. Sie sind entweder solide oder hohl. In einigen Fällen ist sogar Beteiligung von Fremdkörpern (Diatomeenschalen) am kieseligen Innenskelett nachgewiesen.

Die kieseligen Radiolarienskelette weisen eine geradezu wunderbare Mannigfaltigkeit der Formen auf. Entsprechend der pelagischen Lebensweise der meisten Formen herrscht ein radiärer Bauplan vor, welcher aber mannigfache Abänderungen erfahren kann. Radiäre Anordnung von Strahlen und Stacheln, sowie einhüllende Kugelschalen aus einem Gerüst lockerer oder fest verbundener mehrstrahliger Kieselnadeln, auch Gitterkugeln bilden die wichtigsten Elemente der überaus zierlichen Skelette.

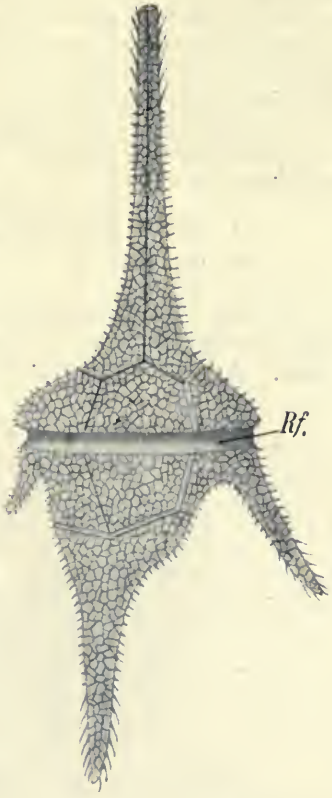



Fig. 67. Cellulosepanzer von Ceratium hirundinella, zusammengesetzt aus Einzelplatten. *Rf* Ringfurche. (Nach Lauterborn.)

3) Als Sekretionsmembranen oder cuticulare Bildungen stellen wir den pellicularen Hüllen alle jene Hüllbildungen gegenüber, welche einem an der Oberfläche des Ektoplasmas erfolgenden Sekretionsvorgang ihre Entstehung verdanken. Theoretisch ist diese Unterscheidung insofern von Bedeutung, als wir vom lebenden Plasma hervorgebrachte tote Bildungen solchen gegenüberstellen, welche dem lebenden Plasma selbst angehören. Dabei verkenne ich nicht, daß wohl schrittweise Uebergänge zwischen beiderlei Bildungen vorkommen, indem cuticulare Hüllen aus pellicularen durch Umwandlung hervorgehen können. Als praktisch wichtig erweist sich diese Unterscheidung dadurch, daß alle cuticularen Bildungen im Gegensatz zu den pellicularen die Teilungen des lebenden Zellinhaltes nicht mitmachen, sondern bei Fortpflanzungsvorgängen oft als leere Hüllen zurückbleiben.

Die durch Sekretion entstehenden Hüllbildungen können aus sehr verschiedenen Substanzen bestehen und dementsprechend alle möglichen Härtegrade von gallertiger Weichheit bis zu mineralischer Härte

besitzen. Ihnen allen gemeinsam ist aber die Eigentümlichkeit einer organischen Grundlage, welche vom Protoplasma in ähnlicher Weise sezerniert wird, wie wir dies oben bei den Amöben und den Gregarinen (S. 45) für gallertartige Sekrete kennen lernten. Die chemische Zusammensetzung der Hüllbildungen ist eine sehr wechselnde: entweder bestehen sie aus Gallerte, aus keratin- oder pseudochitinähnlichen Albuminoiden oder aus Cellulose; die organische Grundlage kann mit Calcium-, Silicium-, Strontium- u. a. -Salzen imprägniert sein oder Fremdkörper der verschiedensten Art enthalten, welche durch Kittsubstanz zu festen Bildungen vereinigt sind. Durch Imprägnierung mit verschiedenen Salzen, Eisensalzen etc. können Hüllbildungen außerdem intensiv gefärbt sein, wobei gelbe und braune Farbtöne vorherrschen.

Morphologisch unterscheiden wir folgende Typen von einhüllenden und stützenden Bildungen, deren Entstehung auf Sekretionsvorgänge zurückzuführen ist:

1) Hüllen { a) Membranen / b) Schalen
2) Gehäuse
3) Stiele.

1) Die Hüllen umgeben den Plasmakörper, indem sie seiner äußeren Schicht, von welcher sie sezerniert worden sind, dicht anliegen. Alle direkten Beziehungen des Plasmakörpers mit der Außenwelt müssen durch Oeffnungen vor sich gehen, welche diese Hülle durchbohren. Bestehen die Hüllen aus Gallerte, so sind sie weich und folgen den Bewegungen des Protoplasmas; bestehen sie aus Pseudochitin oder Cellulose, so sind sie fest und starr und geben dem Protozoon eine formbeständige Gestalt; sie erinnern dann an die Membranen der Pflanzenzellen. Wie diese, bleiben sie nach dem Absterben der Zellen als leere Hüllen zurück. Sie können durch mannigfache Skulpturen ausgezeichnet sein, welche die Oberfläche in Form von Furchen, Leisten, Höckern, Stacheln usw. zieren. Die Cellulosehüllen, welche der Mehrzahl der Dinoflagellaten eigentümlich sind, bestehen aus einer größeren Anzahl von Einzelplatten, welche in gesetzmäßiger Anordnung den Körper umschließen. Auch sie können reich skulptiert und mit Fortsätzen versehen sein.

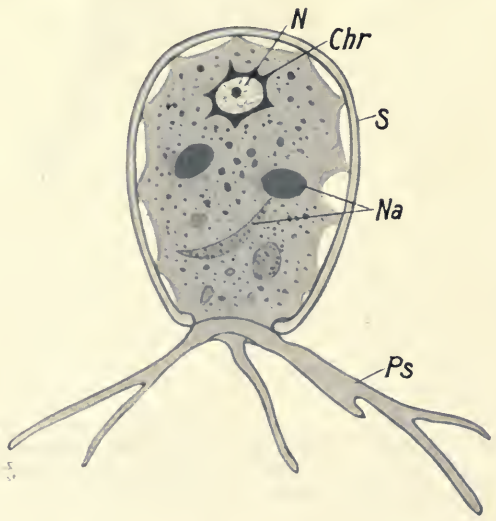



Fig. 68. Cryptodifflugia sp. Süßwasserrhizopod mit biegsamer organischer Schale. *S.* *Ps* Pseudopodien. *Chr* Chromidialsubstanz. *Na* Nahrungskörper, welche durch die enge Oeffnung der Schale ins Körperplasma aufgenommen wurden. (Orig. nach dem lebenden Objekt.)

Indem eine aus pseudochitiniger Substanz bestehende Hülle sich mit Mineralsalzen, also z. B. Calciumkarbonat oder einer Siliciumverbindung imprägniert, entsteht eine harte Schale; diese Kiesel- oder

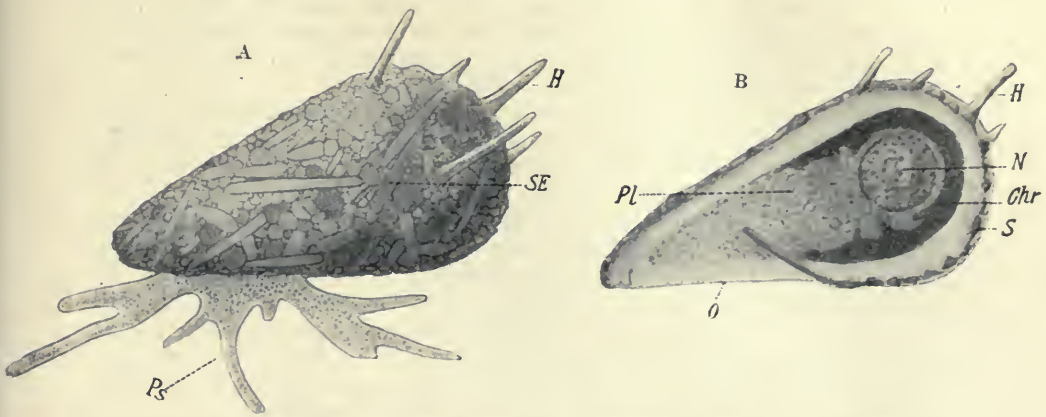



Fig. 69 A und B. Centropyxis aculeata. Süßwasserrhizopod mit Fremdkörperschale. A von außen nach dem lebenden Objekt. B Optischer Querschnitt nach dem konservierten und gefärbten Objekt. *Ps* Pseudopodien. *H* Stacheln der Schale. *SE* Schalenelemente. *S* Schale. *Pl* Plasma. *N* Kern. *Chr* Chromidialsubstanz. *O* Schalenöffnung. (Orig.)

Kalkschalen können sich im übrigen vollkommen wie Membranen verhalten. In der Mehrzahl der Fälle sind sie aber eher den Gehäusen zu vergleichen. Wir betrachten sie daher im Zusammenhang mit diesen.

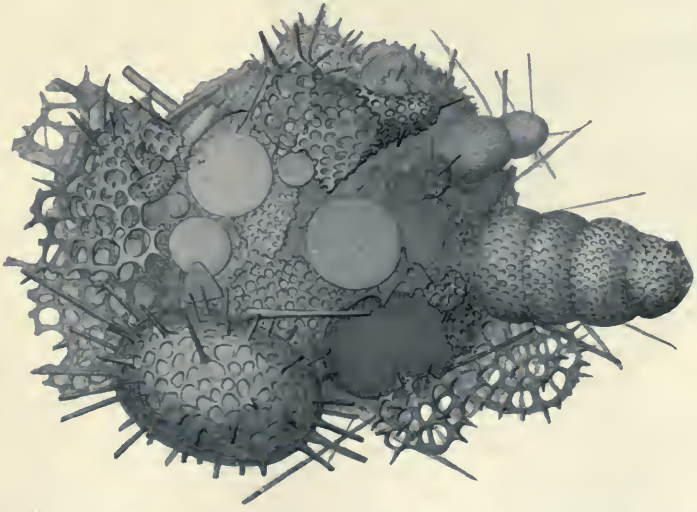


Fig. 70. Caementella sp., tripylee Radiolarie mit Fremdkörperskelett aus Diatomeen (Coscinodiscus), Triceratium und kleinen Radiolarien. (Nach Borgert.)

2) Unter Gehäusen verstehen wir Hüllbildungen, von denen der Protoplasmakörper sich, nachdem er sie ausgeschieden hat, zurückzieht, so daß zwischen ihm und der Gehäusewand ein Zwischenraum

entsteht. Mit der Wandung hängt der Protoplasmakörper an einer oder mehreren Stellen durch Fortsätze zusammen. Gehäuse besitzen zur Kommunikation mit der Außenwelt eine oder mehrere Oeffnungen, durch welche der Protozoenkörper selbst oder seine Fortsätze weit vorgestreckt werden können; der freie Zwischenraum innerhalb des Gehäuses erlaubt bei Gefahren ein vollkommenes Zurückziehen des ganzen Tieres in den Schutz der Schale.

Gallertgehäuse sind weit verbreitet unter den Flagellaten und Ciliaten. Indem bei solchen Formen die Gehäuse nach der Teilung der Tiere vereinigt bleiben, entstehen oft große Protozoenkolonien, welche in Gallertklumpen eingeschlossen sind.

Bei den häutigen Gehäusen, welche meist aus chitinartigen Substanzen bestehen (s. auch Fig. 68), finden wir ähnliche Kolonienbildungen, nur daß hier infolge der Zartheit der Hüllbildungen keine solchen massigen Klumpen entstehen, wie bei den Gallertgehäusen. Die gallertigen und häutigen Gehäuse, welche hauptsächlich bei Flagellaten und Ciliaten vorkommen, sind meist in Form von röhrenförmigen Stielhüllen oder von schüssel-, becher-, urnen- und röhrenförmigen Aufnahmegefäßen für den Tierkörper ausgebildet.

Viel mannigfaltiger sind die Formen bei den Gehäuse- und Schalenbildungen der Rhizopoden. Hier finden wir alle Uebergänge von Hüllen zu Gehäusen und die mannigfachsten chemischen Zusammensetzungen dieser Gebilde. Das Gehäuse kann rein aus organischer Substanz bestehen (Pseudochitin nach Awerinzeff) und dann mehr oder weniger zart und biegsam sein (Fig. 68); in diesem Fall ist eine feinwabige Struktur der Gehäusewandung nachweisbar. Oder es kann zu einer zarten inneren organischen Lage eine äußere Wandschicht hinzukommen, welche durch mineralische Substanzen eine Verfestigung erfahren hat. Vielfach handelt es sich dabei um die Verwendung von Fremdkörpern. Kleine Steinchen, Sandpartikel, Schlamm, Schalen von anderen Organismen (Diatomeen, Peridineen etc.) werden an der Außenseite der organischen Hülle angeklebt oder dort selbst durch eine ebenfalls organische Kittsubstanz zu einer festen Schale vereinigt. Solche Fremdkörperschalen (Fig. 69) kommen bei Süßwasserthalamophoren, marinen Foraminiferen, bei Flagellaten und Ciliaten

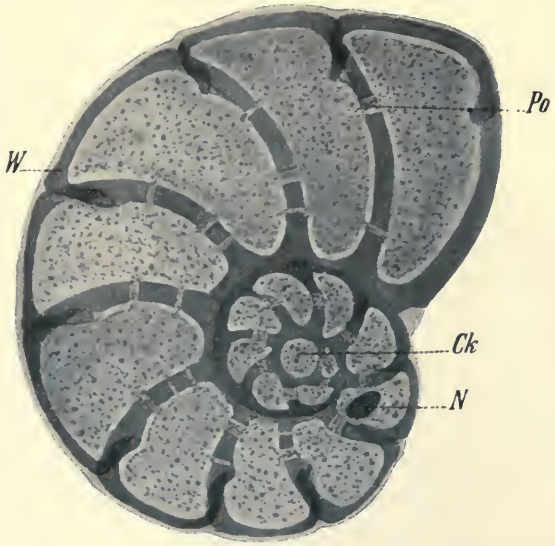



Fig. 71. Optischer Querschnitt durch eine vielkammerige Foraminifere: Polystomella crispa. *Ck* Zentralkammer. *N* Kern. *W* Wand der Kalkschale. *Po* Poren, welche die Kammerwände durchbohren. (Orig.)

vor; auch bei Radiolarien finden sich aus Diatomeenschalen, Panzern von Flagellaten und anderen Radiolarien zusammengeklebte Skelette, wie Immermann für Acanthometriden, Borgert und Häcker für Tripyleen nachwiesen (Fig. 70). Vielfach geschieht die Schalenbildung einfach in der Weise, daß an die weich ausgeschiedene Hüllsubstanz zufällig im Wasser suspendierte Partikel sich ansetzen und kleben bleiben. Bei den Rhizopoden erfolgt eine aktive Aufnahme von Fremdkörpern durch die Pseudopodien in das Innere des Protoplasmas und eine nachträgliche Ablagerung an der Oberfläche. Andere Formen vermögen in ihrem Protoplasma im Innern des Körpers Schalenelemente zu produzieren; dieselben bestehen meist aus Kieselsäure und werden in der Regel in Form von Plättchen oder Schüppchen ausgeschieden und später (bei der Teilung) an der Oberfläche zu einer einheitlichen Schale zusammengefügt. Diese aus Kieselsäure bestehenden Skelette sind einfachlichtbrechend und dadurch wesentlich von den doppeltlichtbrechenden Quarzstückchen etc. unterschieden, welche meist einen großen Anteil an den Fremdkörperskeletten haben. Die kompliziertesten Schalenbildungen sind die Kalkschalen, welche nur bei den marinen Foraminiferen

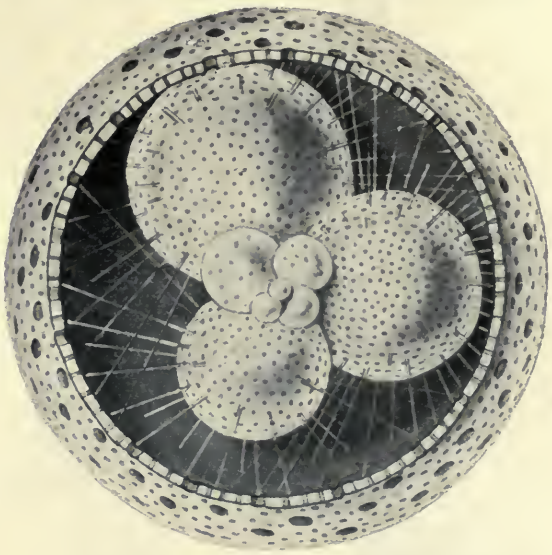


Fig. 72. Orbulina sp. Kugelige Foraminiferenart mit kleinen und großen Poren in den kalkigen Kammerwänden. Aus der Wand der Endkammer ist ein Stück herausgebrochen, so daß man die kleineren früher gebildeten Kammern sieht, welche mit ihren Stacheln an der Innenseite der Endkammern befestigt sind. Die äußeren Stacheln der Endkammer sind weggelassen. (Schematisierte Figur nach Lang.)

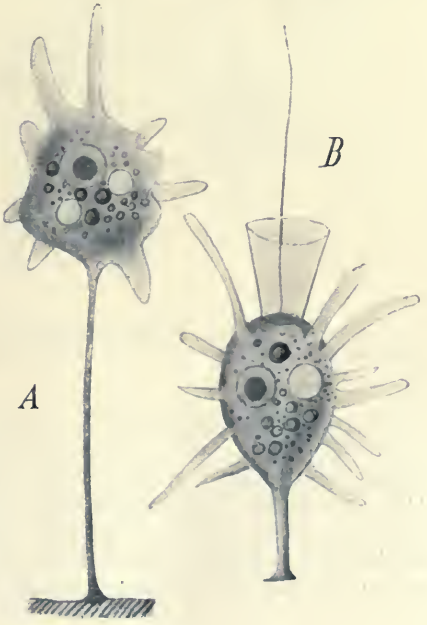



Fig. 73 A und B. A Codonosiga botrytis J. Cl. B Monosiga ovata S. K. (Nach Franeé aus Lang.) Protozoen mit protoplasmatischen Stielen. Zugleich zur Demonstration der Fähigkeit zur Bildung von Pseudopodien.

bekannt geworden sind. Bei ihnen ist die organische Grundlage der Schale meist nicht sehr dicht und daher in manchen Fällen schwer nachweisbar. Um so mächtiger kann die Ablagerung von kohlensaurem Kalk werden; während manche Schalentypen durchscheinend oder glasartig durchsichtig sind, können andere Formen eine Schalensubstanz von porzellanartiger Undurchsichtigkeit und opakem, weißem Aussehen besitzen. Diese Unterschiede beruhen hauptsächlich auf Verschiedenheiten in der feineren Struktur der Schalenmasse.

Unter den Kalkschalen finden wir zwei Haupttypen: entweder sind die Schalen mit nur einer Mündung versehen und sonst allseitig als kompakte Schalen ausgebildet, oder sie sind außerdem noch von zahlreichen feinen Oeffnungen durchbohrt (Fig. 72). Danach unterscheidet man imperforate und perforate Schalen.

Fig. 74. Codonocladium umbellatum St. Kolonie eines Choanoflagellaten mit pellikularen (?) Stielen. Vergr. 480. (Nach Saville Kent aus Lang.)

Diese feinen Oeffnungen sind die äußeren Mündungen der Porenkanäle, welche die Dicke der Schalenwand durchsetzen und eine Verbindung zwischen dem Schaleninnern und der Außenwelt herstellen. Die Porenkanäle sind sehr fein, ihre Weite schwankt zwischen $^1/_2$ µ und 15 µ. Die Kalkschalen können Schichtungen ihrer Substanz und an der Außenseite die verschiedenartigsten Strukturen aufweisen, unter denen die Bildung langer Stacheln die auffallendste ist.

Die merkwürdigste Erscheinung an den Kalkschalen ist das Auftreten der Kammerung (Fig. 71 und 72), welche sich sowohl bei perforaten als bei imperforaten Schalen zeigt. Die eine Protozoenzelle, welche nach einem Fortpflanzungsakt das junge Foraminifer darstellt, umhüllt sich mit einer einfachen Kalkschale. Bei den einkammerigen Formen oder Monothalamen bleibt es bei der Bildung dieser einen Schale; bei den vielkammerigen Formen oder Polythalamen jedoch tritt beim Wachstum des Tieres ein Teil seines Plasmas aus der oder den Schalenöffnungen hervor und bildet eine neue Schale, welche sich in einer gesetzmäßigen Weise an die alte Schale anlegt und mit derselben verschmilzt. Indem dieser Vorgang sich öfter wiederholt, entstehen die vielkammerigen Schalen, deren außerordentlich mannigfaltige Formen später Erwähnung finden sollen. Da die Kalkschale vollkommen starr ist, so dienen die Mündungen und Poren zur Kommunikation des Protoplasmas mit der Außenwelt, welche hier bei den Foraminiferen ausschließlich durch Rhizopodien vermittelt wird.

Fig. 75. Anthophysa vegetans O. F. M. Flagellatenkolonie mit gallertigen Stielen, welche mit Eisenoxyd inkrustiert sind. *G* Geißeln. *K* Kolonien mit Flagellaten. *St* Stiele. (Orig. nach dem lebenden Objekt.) Vergr. ca. 1000.

3) Stiele sind bei den Protozoen weit verbreitet; denn fast in allen Abteilungen finden wir festsitzende Formen. Vielfach besteht die Stielbildung nur in einer stielförmigen Verlängerung desjenigen Teiles des Protozoenkörpers, mit welchem die Festheftung an einer Unterlage stattgefunden hat. Meist wandelt sich dann das Plasma in eine feste Substanz um, oder es scheidet an seiner Oberfläche Hüllbildungen aus, welche ähnlich wie die oben behandelten sezer-

nierten Hüllbildungen aus ganz verschiedenartigen Substanzen bestehen können. Wir unterscheiden demnach:

a) protoplasmatische Stiele,
b) pelliculare Stiele,
c) Stiele aus Hüllsubstanzen.

a) Protoplasmatische Stiele kommen bei niederen Rhizopoden, bei Flagellaten und Ciliaten häufig vor. Meist entsprechen sie in Substanz, Struktur und sonstigem Verhalten einem Pseudopodium (Fig. 73). Aehnlich wie ein solches können sie eingezogen werden; doch scheint in den meisten Fällen die freie Beweglichkeit nicht mehr vorhanden zu sein. Flagellaten benutzen manchmal eine Geißel zu stielartiger Festheftung.

b) Pelliculare Stiele sind oft von denjenigen aus Hüllsubstanzen schwer zu unterscheiden. Sie bestehen aus Eiweißsubstanzen, zeigen im Aufbau deutlich alveoläre Struktur und lassen sich entwicklungsgeschichtlich vielfach auf plasmatische Stiele zurückführen.

c) Die Stiele aus Hüllsubstanzen sind am weitesten bei den Protozoen verbreitet. Die einfachste Bildung repräsentieren Formen, welche in ähnlicher Weise Gallerte ausscheiden, wie wir dies oben bei den Gregarinen sahen (S. 45). Solche Gallertausscheidung führt zur Bildung eines sich stielartig verlängernden, weiterwachsenden Trägers, welcher bei der Teilung des Protozoons sich dichotomisch verästelt und im Verlauf der Zeit sich zur Bildung einer ansehnlichen Kolonie verzweigen kann (Fig. 75 und 76). Solche gallertige Stiele können sich mit Fremdkörpern inkrustieren.

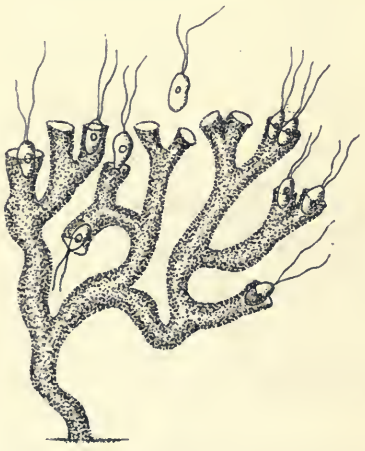


Fig. 76. Cladomonas fructiculosa St. Gallertige Stiel- und Gehäusebildung. Gehäuse zum Teil von den Flagellaten verlassen. Vergr. 325. (Nach Stein aus Lang.)

Auch aus pseudochitinigen Substanzen werden sehr häufig Stiele gebildet, welche entweder starr sein können, wie bei den Choanoflagellaten, oder elastisch, wie bei den Vorticellinen. Bei ersteren sind die Stiele solid, bei letzteren hohl und beherbergen im Innern den Muskelfaden, welcher die spiralige Kontraktion des Stiels herbeiführt, während seine Expansion durch die Elastizität der Stielwand bewirkt wird.

Auch verkieselte Stielbildungen sind bekannt geworden, z. B. bei dem Heliozoon Clathrulina elegans.

Die Stiele sitzen meist mit einer tellerförmigen Verbreiterung der Unterlage auf, in anderen Fällen scheinen wurzelförmige Fäserchen vorzukommen. Während die Stiele bei manchen Formen sehr kurz sind und nur der Festheftung an der Unterlage dienen, dabei manchmal dem Körper eng anliegen oder in ihn sogar eingesenkt sind, erheben sie sich in anderen Fällen baumartig über die Unterlage und bieten dadurch ihren Besitzern bedeutende biologische Vorteile.

## F. Die im Dienste der Ernährung stehenden Differenzierungen des Protozoenkörpers.

Die nackten Protozoen, also vor allem die Amöben, bedürfen zur Nahrungsaufnahme keiner besonderen Differenzierungen; jede Stelle des Ektoplasmas ist zu diesem Zweck geeignet. Unter den für die betreffende Art typischen Bewegungsformen umfließt das Protoplasma den Nahrungskörper und nimmt ihn in das Innere des Entoplasmas auf, indem dabei in der Regel eine Flüssigkeitsvakuole entsteht. Die Protoplasmaströmung trägt die so entstandene Nahrungsvakuole durch alle Regionen des Amöbenkörpers, wobei sich allmählich die Verdauungsvorgänge abspielen; schließlich werden die unverdaulichen Reste in einer der Aufnahme entsprechenden Weise entleert, oder vielmehr einfach auf dem Weg der sich bewegenden Amöbe zurückgelassen, wobei ebenfalls eine beliebige Stelle des Ektoplasmas als Austrittsstelle funktioniert. In keiner Phase des ganzen Vorganges finden wir ihn an eine bestimmte Region des Amöbenkörpers gebunden.

Bei denjenigen Rhizopoden, welche mit fester Schale oder mit Gehäuse versehen sind, finden wir nur unwesentliche Modifikationen dieser Erscheinung. Eine gewisse Lokalisation der Aufnahme und Abgabe ist dadurch gegeben, daß bei den Schalenbildungen mit größerer Mündung Nahrungskörper, welche durch die Pseudopodien aufgenommen wurden, immer durch diese Mündung in das Innere des Plasmaleibes gezogen werden, und daß die Nahrungsreste auf dem Weg durch diese Region den Körper wieder verlassen müssen. Bei Formen mit sehr kleinen Oeffnungen, z. B. bei den perforaten Foraminiferen, ist es oft ausgeschlossen, daß größere Nahrungskörper durch die Poren in das Innere des Körpers gelangen. In diesem Fall tritt eine Verdauung resp. Auflösung der brauchbaren Substanzen außerhalb der Schale ein. Die Rhizopodien heften sich in größerer Anzahl an eine Beute und umfließen sie allseitig, eine größere Plasmaansammlung strömt aus dem Schaleninnern um sie herum zusammen und funktioniert wie eine selbständige kleine Amöbe, welche, mit Nährstoffen beladen, unter Zurücklassung der Faeces später allmählich an den Rhizopodien entlang wieder in das Innere der Schale zurückkehrt. Hier wird also sozusagen ein temporäres Verdauungsorgan gebildet, welches aber an jeder Stelle des Rhizopodiennetzes zu jeder Zeit auf adäquaten Reiz hin gebildet werden kann (vgl. Fig. 101, S. 89).

Ganz anders müssen sich natürlich alle diejenigen Protozoen verhalten, welche allseitig durch eine feste Pellicula, Cuticula oder ähnliche Hüllenbildungen etc. eingeschlossen sind. Wenn sie, wie die Parasiten, sich nur durch osmotisch in ihren Körper eindringende flüssige Nahrung ernähren, haben sie allerdings keine Oeffnungen des Körpers notwendig. Sobald sie aber wie die Mehrzahl der freilebenden Protozoen feste, geformte Nahrung aufnehmen müssen, welche vielfach ebenfalls geformte Faeces zur Folge hat, bedürfen sie besonderer Mund- und Afteröffnungen. Mund und After (auch Cytostom und Cytopyge benannt) stellen also im einfachsten Fall eine weich und flüssig gebliebene Stelle der Oberfläche der protoplasmatischen Leibessubstanz des Tieres dar, welche ringsum von der Hüllbildung eingeschlossen ist und sich daher als abgegrenztes Zellorgan darstellt.

Da insbesondere die Mundöffnung vielfach von der Körperoberfläche in die Tiefe versenkt und mit allen möglichen Hilfsapparaten versehen wird, entstehen manchmal sehr kompliziert gebaute Cytostome.

Indem die Nahrung mit der weichen Protoplasmaoberfläche des Cytostoms in Berührung gebracht wird, wird sie in einer Art und Weise in das Innere des Tierkörpers aufgenommen, welche prinzipiell mit den Vorgängen übereinstimmt, welche wir bei den Rhizopoden oben kennen gelernt haben. Wenn der Nahrungskörper wider die Protoplasmaoberfläche gepreßt wird, sinkt er in dieselbe ein und wird, umgeben von einer Flüssigkeitsvakuole, der sog. Empfangsvakuole oder Freßvakuole, in das Innere des Plasmas aufgenommen, wo sie dann als Nahrungsvakuole durch die Protoplasmaströmung umhergetragen wird.

Um nun den Nahrungskörper in Berührung mit dem Plasma zu bringen, werden zwei prinzipiell verschiedene Methoden angewandt, welche aber vielfach miteinander kombiniert erscheinen. Entweder das Protozoon bewegt sich selbst zu seinem Nahrungsobjekt hin oder erteilt diesem eine passive Beweglichkeit, welche es in seinen Mund hineinstrudelt.

### 1. Erfassen der Nahrung durch aktive Beweglichkeit.

Im einfachsten Fall ist das Cytostom durch eine Grube am Vorderende des Tieres repräsentiert, in welche bei der durch die Bewegungsorganellen vermittelten Eigenbewegung die Nahrungspartikel hineingepreßt werden. Das ist der Fall bei zahlreichen Flagellaten, bei denen jedoch meist der Nahrungskörper auch noch durch die Geißel in Bewegung versetzt wird, indem er der Cytostomstelle zugeschleudert wird.

Fig. 77. Chilodon curvidens Gr., von der Bauchseite gesehen. Zeigt deutlich den Reusenapparat und die Basalkörner der Cilien. (Orig. nach einem gefärbten Präparat.)

Bei den Ciliaten, welche oft in einer entsprechenden Weise ihre Nahrung aufnehmen, finden wir vielfach eine sehr erweiterungsfähige Mundöffnung, welche in der Regel geschlossen ist, bei der Nahrungsaufnahme aber weit geöffnet werden kann. Bei solchen Formen setzt sich das Cytostom vielfach in einen Cytopharynx fort, eine ebenfalls sehr erweiterungsfähige, schlundartige Röhre, deren Wand oft durch eine Schicht nahe aneinander gelagerter, paralleler stereoplasmatischer Stäbchen gestützt wird. Eine derartige Schlundbewaffnung wird als Reusenapparat bezeichnet. Sie kann es ihren Trägern auch ermöglichen, lebende Beute, besonders andere Protozoen, zu packen und allmählich herunterzuschlucken (Fig. 77, Fig. 66, S. 54 und Fig. 107).

Aber auch bei den Ciliaten ist häufig die Nahrungsaufnahme auf kombinierte Wirkung der Eigenbeweglichkeit und eines Strudelapparates zurückzuführen.

### 2. Nahrungsaufnahme durch Strudelapparate.

Sowohl bei den Flagellaten als auch bei den Ciliaten sehen wir nicht nur die gewöhnlichen Bewegungsorganellen in den Dienst der

Nahrungsaufnahme treten, sondern wir finden auch besondere nach dem gleichen Typus gebaute, ausschließlich der Nahrungsaufnahme dienende Organellen. Das ist, wie leicht einzusehen, insbesondere bei den festsitzenden Formen der Fall. Bei den festsitzenden Flagellaten und Ciliaten sehen wir vielfach den ganzen Habitus der Tiere der Nahrungsaufnahme durch Strudelapparate angepaßt. Während nämlich der Teil des Körpers, mit welchem die Befestigung an der Unterlage erfolgt, meist verschmälert ist, oft einen dünnen Stiel bildet, ist der Teil, welcher den Strudelapparat trägt, oft trichterförmig erweitert, ja oftmals zu einem regelrechten weitmündigen Trichter umgebildet; auf diese Weise wird eine bedeutende Vergrößerung der Nahrung auffangenden Oberfläche erzielt. In sehr vollkommener Weise wird dieser Organisationstypus repräsentiert durch die Peristombildungen der Ciliaten Stentor, Folliculina und durch die Vorticelliden, bei welchen Cilien, Membranellen und undulierende Membranen zusammenwirken, um die zum Cytostom hinführende Wasserbewegung zu erzeugen. Es ist dann meist das vordere Ende des Tieres zu einer flachen oder vertieften Scheibe, der Peristomscheibe, erweitert, welche sich in eine meist exzentrisch gelegene röhren- oder trichterförmige Höhlung, das Vestibulum, zum Cytopharynx und zur Mundöffnung einsenkt (vgl. Fig. 4, S. 16). Eine oder mehrere Reihen von Cilien oder Membranellen sind in der Weise auf der Peristomscheibe angebracht, daß eine spiralige Reihe von Bewegungsorganellen entsteht, die sog. adorale Zone, deren Fortsetzung die Cilien, Membranellen oder undulierenden Membranen sind, welche sich in das Vestibulum hineinerstrecken. Ganz eigenartig ist die Trichterbildung bei der Vorticellide Spirochona, deren einzige Körper-

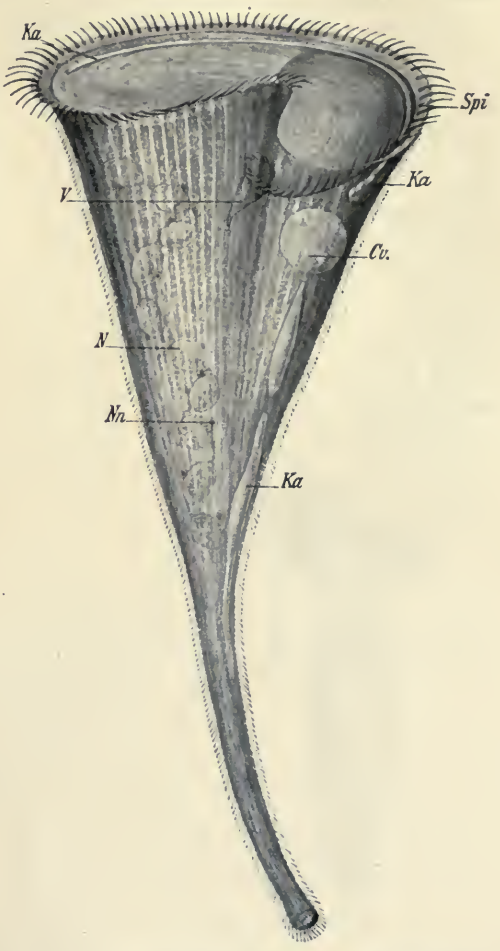



Fig. 78. Stentor coeruleus Ehrb. *N* Hauptkern. *Nn* Nebenkerne. *Spi* adorale Spirale. *V* Vestibulum. *Cv* kontraktile Vakuole. *Ka* zuleitende Kanäle. (Orig. nach dem lebenden Objekt.)

cilien, an der Innenseite des Trichters sitzend, die Strudelbewegung hervorrufen (Fig. 79).

Eine hohe Ausbildung des Strudelapparates ist aber nicht auf die festsitzenden Formen beschränkt, sondern findet sich auch vielfach bei freibeweglichen; und zwar besitzen einen solchen vorwiegend Bakterienfresser und Omnivoren. Bei den freibeweglichen Formen liegt das Peristom sehr oft seitlich oder ganz ventral. Es kann auch hier trichterförmig eingesenkt und mit einer adoralen Zone und mit undulierenden Membranen versehen sein.

Während die Ciliaten mit Mundbewaffnung den Mund nur zur Aufnahme ihrer meist aus ganzen Protisten u. dgl., also relativ größeren Objekten bestehenden Nahrung öffnen, ist er bei den Formen mit Strudelapparaten kontinuierlich geöffnet, und durch den Wasserstrom werden beständig brauchbare und unbrauchbare Gegenstände dem Munde zugeführt.

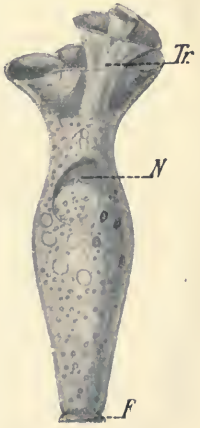



Fig. 79.

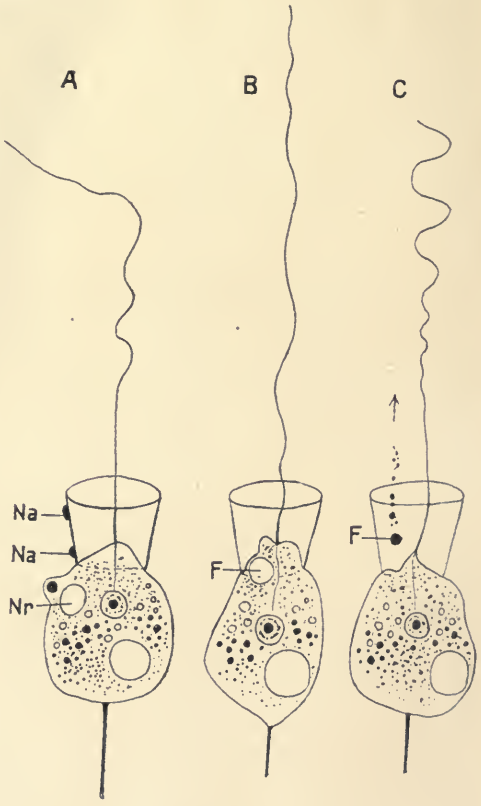



Fig. 80.

Fig. 79. Spirochona gemmipara St. *Tr* Trichter. *N* Hauptkern. *F* Fußscheibe. (Nach R. Hertwig.)

Fig. 80. Nahrungsaufnahme (A) und Defäkation (B und C) bei Codosiga botrytis (Ehrb.). *Na* Nahrungskörper. *Nr* Nahrungsvakuole. *F* Fäkalvakuole und ausgestoßene Fäkalien. (Orig. nach eigenen Beobachtungen.)

Nach einem ganz anderen Prinzip funktionieren die Strudelapparate der Flagellaten. Auch hier haben wir vielfach Formen mit verschmälertem Stiel und verbreitertem Vorderende. Es sind aber nur eine oder wenige (2—3) Geißeln, welche an diesem Vorderende sitzen. Diese entspringen häufig im Grunde oder an der Seitenwand einer mehr oder weniger tiefen Grube, welche als Cyto-

pharynx gedeutet wird, ohne daß in allen Fällen ihre Beteiligung bei der Nahrungsaufnahme nachgewiesen wäre. Dieser Cytopharynx kann ähnlich wie bei den Ciliaten durch feste plasmatische Differenzierungen gestützt sein.

Die eigentlich als Strudelapparate zu bezeichnenden Einrichtungen bei den Flagellaten finden wir bei den Choanoflagellaten, deren meist festsitzender Körper seine trichterförmige Erweiterung durch die Ausbildung des sogenannten Kragens erfährt. Es ist dies ein sehr dünnes, zartes, meist glasartig durchsichtiges Plasmahäutchen, welches wie ein vollkommener Trichter den Basalteil der einzigen, apikal sitzenden Geißel des Tieres umgibt. Auch Doppeltrichter sind beobachtet worden (Fig. 81).

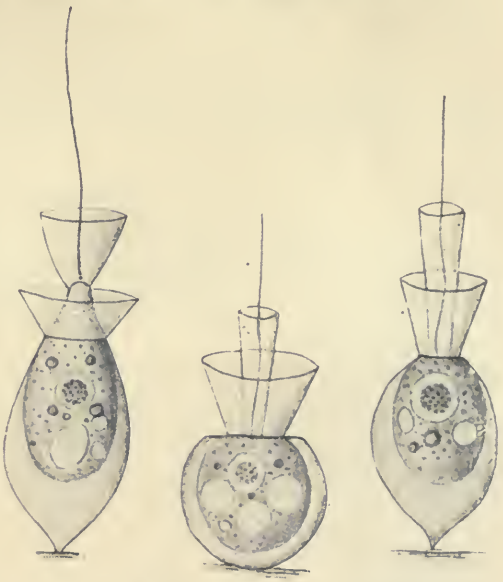


Fig. 81. Salpingoeca (Diplosigopsis) Entzii Francé, mit doppeltem Kragen und chitinigem Gehäuse. Drei verschiedene Formen. Vergr. 800. (Nach Francé aus Lang.)

Dieser Kragen ist eine echte Plasmabildung, er ist fähig, seine Gestalt zu verändern, sich zu verkürzen und zu verlängern, sich zu erweitern und zu verengern. Er kann eingezogen und wieder neugebildet werden. Nach meinen eigenen Beobachtungen scheint es mir unzweifelhaft, daß bei Doppeltrichtern der äußere stets eine starre Bildung des Gehäuses ist. Seiner Lage nach muß er beim Einfangen der Nahrung wichtige Dienste leisten.

Durch die Geißelbewegung werden Nahrungspartikel gegen die Körperwand des Tieres außerhalb des Kragens, an eine Stelle dicht hinter dessen Basis, geschleudert, woselbst ähnlich wie bei den kragenlosen Monaden jederzeit eine Empfangsvakuole gebildet werden kann. Auch können sie außen am Kragen ankleben und durch strömende Bewegung desselben außen entlang zur Empfangsvakuole geführt werden (Fig. 80 A). Im Innern des Kragens findet nur Defäkation statt (Fig. 80 B und C). Die Bewegungen der Geißel befördern Faeces mit Vehemenz weit weg vom Tiere.

### Die Saugröhren der Suctorien.

Die zu den Ciliophoren gehörigen Suctorien sind zur Nahrungsaufnahme mit besonderen, eigenartigen Organellen ausgestattet. Es sind dies die Saugröhren (auch Tentakel, Saugfüßchen genannt), meist sehr dünne, zylindrische, röhrenförmige Fortsätze des Ektoplasmas. Sie sind hyalin, fast durchsichtig, auffallend geradegestreckt, von einer geraden inneren Röhre durchzogen, welche tief ins Ektoplasma

des Körpers hineinreicht; am distalen Ende sind sie vielfach „geknöpft", d. h. knopfförmig verdickt (Fig. 82). Vielfach sind sie am Körper auf lappenartigen Fortsätzen in Büscheln vereinigt. In eigenartiger Weise werden sie bei Dendrocometes von den sog. Armen getragen, Fortsätzen des Körpers, welche wie aus verschmolzenen Saugröhren gebildet erscheinen.

Als protoplasmatische Fortsätze sind die Saugröhrchen beweglich, wenn auch alle Bewegungen sehr träge sind. Sie können gekrümmt, geschwungen, eingezogen und neugebildet werden.

Sie dienen der Ernährung der Suctorien, indem sie andere Protisten, welche an ihrem Endknopf hängen geblieben sind, aussaugen, wobei der Körperinhalt der Beute durch die Röhren in das Entoplasma der Suctorie geleitet wird.

### Zellafter.

Wo eine präformierte Stelle als normale Austrittsstelle der Fäkalien dient, bildet sie meist eine rundliche oder schlitzförmige Durchbrechung der Körperhülle. Eine besondere Stützung oder sonstige Verfestigung des Zellafters (der Cytopyge, auch Cytoprokt genannt, Fig. 83) scheint nicht vorzukommen.

Präformierte Organe für die verschiedenen Etappen der Verdauung sind bisher im Protozoenkörper nicht nachgewiesen worden, wenn auch bei manchen Protozoen mit konstanter Eigenform die

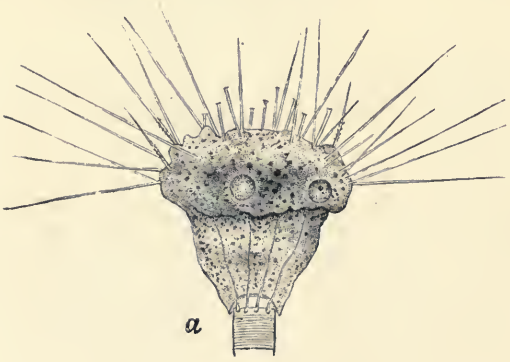



Fig. 82.

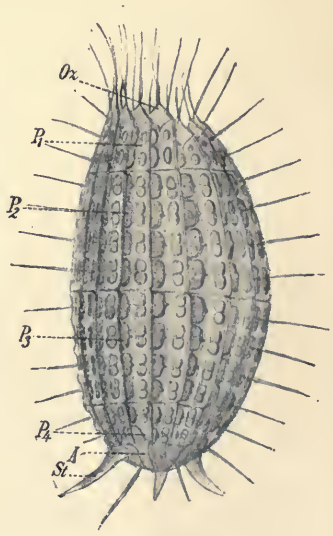



Fig. 83.

Fig. 82. Ephelota gemmipara mit ausgestreckten Saugröhren und Fangfäden. (Nach R. Hertwig.)

Fig. 83. Coleps hirtus. *Oz* Oralzähne. $P_1$—$P_4$ Reihen von Panzerplatten. *St* Stacheln. *A* Cytopyge. (Orig. nach dem lebenden Objekt.)

Nahrungskörper resp. Nahrungsvakuolen regelmäßig einen bestimmten Weg im Plasmakörper zurücklegen, während dessen gewöhnlich in derselben Körperregion dieselben Umsetzungsvorgänge an den Nahrungskörpern erfolgen. Bei den meisten Formen ist aber eine solche Regelmäßigkeit nicht wahrnehmbar, und die Lokalisation der Verdauungsvorgänge ist durch die äußeren Bedingungen jeweils beeinflußt.

## G. Exkretionsorganellen.

(Die kontraktilen Vakuolen oder Pulsblasen.)

Fast alle im Süßwasser lebenden Protozoen besitzen ein sehr charakteristisches Zellorgan, dem man wohl mit Recht sowohl respiratorische als auch exkretorische Funktion zuschreibt. Es ist dies die sog. kontraktile oder pulsierende Vakuole, mit einem kurzen Wort als Pulsblase zu bezeichnen.

Bei vielen Formen mit reichlich vakuolisiertem Plasma ist sie äußerlich nicht von den übrigen größeren Zellsaftvakuolen unterscheidbar. So z. B. bei Actinosphaerium, wo die über die Oberfläche sich vorwölbenden kontraktilen Vakuolen an beliebigen Stellen auftreten können, um zu platzen, sobald sie eine gewisse Größe erreicht haben (Fig. 2, S. 10). In ähnlicher Weise sind die kontraktilen Vakuolen bei den meisten Formen mit amöboider Beweglichkeit an keine bestimmte Stelle des Körpers gebunden, während ihrer Bildung und Füllung können sie von den Strömungen im Protoplasma des ganzen Tieres herumgeführt werden.

Je konstanter die Eigenform eines Protozoons ist, um so konstanter pflegt auch die Lokalisation der kontraktilen Vakuole zu sein. Besonders bei den Ciliaten und Flagellaten mit derben Körperhüllen pflegen die kontraktilen Vakuolen an ganz bestimmten Stellen des Körpers oberflächlich im Plasma zu liegen, an bestimmten Stellen sich nach außen zu öffnen und durch bestimmt gelagerte und geformte Zuführungskanäle gefüllt zu werden.

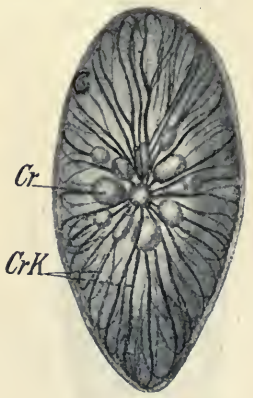



Fig. 84. Ophryoglena flava Ehrb. Exemplar, von der Seite dargestellt, im Zentrum die kontraktile Vakuole (*Cr*, der Strich geht nicht ganz bis an die richtige Stelle), ringsum die zuführenden Kanäle (*CrK*). (Nach Lieberkühn.)

Bei solchen Formen mit konstanter Eigenform pflegen die Pulsblasen auch in konstanter Zahl vorzukommen, während bei amöboiden Protozoen die Zahl wohl nach funktionellen Erfordernissen wechseln kann. So finden wir oft mehrere Pulsblasen in wechselnder Zahl bei Thalamophoren und Heliozoen. Bei Chloro- und Chrysomonadinen sind es meist zwei, bei peritrichen und hypotrichen Infusorien fast stets nur eine, während bei den Holotrichen nicht selten mehrere vorkommen: so bei Paramaecium 2, Nassula mehrere, Dileptus und Anoplophrya viele. Ja bei Collinia (= Anoplophrya) branchiarum ist im Jugendzustand nur eine, bei erwachsenen Individuen sind 6, 7 und mehr Pulsblasen vorhanden. Bei den von Cépède neuerdinds genauer untersuchten Astomen (holotrichen Infusorien) kommen entweder ganze Reihen von Pulsblasen vor, oder sie werden (in der Familie der Discophryiden) durch eine einzige, als Längskanal durch den ganzen Körper sich erstreckende Vakuole ersetzt, die aber durch eine ganze Reihe in regelmäßigen Abständen angebrachter Poren auf die Oberfläche des Körpers mündet.

Während bei vielen Formen mehrere kleine Bildungsvakuolen unregelmäßig angeordnet im Umkreis der kontraktilen Vakuole auf-

treten, um jedesmal, nachdem dieselbe ihren Inhalt nach außen entleert hat, zur Neufüllung der Hauptvakuole verwendet zu werden, kommen bei anderen Arten in konstanter Anzahl regelmäßig kanal- oder birnförmige Bildungsvakuolen vor (vgl. z. B. Paramaecium

Fig. 85.

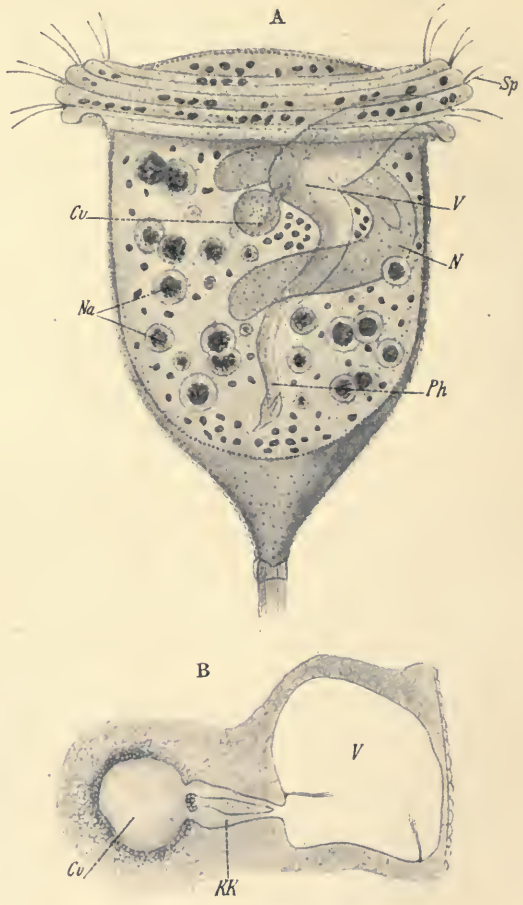



Fig. 86 A und B.

Fig. 85. Euglena viridis Ehrb. *Ch* Chromatophoren. *N* Kern. *B* Binnenkörper, *cv* kontraktile Vakuole mit zuführenden Bläschen. *R* Reservoir. *S* Stigma. (Orig. nach dem lebenden Objekt.)

Fig. 86 A und B. Campanella umbellata (L.). A Habitus, B spezielle Bildung der kontraktilen Vakuole (*Cv*). *Na* Nahrungskörper. *Sp* adorale Wimperspirale mit 5 Umgängen. *N* Hauptkern. *V* Vestibulum (in Fig. B im Durchschnitt mit Membranellen). *Ph* Cytopharynx. *KK* Entleerungskanäle der kontraktilen Vakuole. (Nach O. Schröder.)

Fig. 45, S. 40.) Paramaecium besitzt 6—10 birnförmige Bildungsvakuolen, welche rosettenartig die Hauptvakuole umgeben. Bei anderen Formen, z. B. Ophryoglena (Fig. 84), ist eine große Anzahl feiner zuführender Kanäle (bis 30) vorhanden, welche aus dem ganzen Körper in die zentral gelegene Vakuole zusammenstrahlen; während sie sich füllen, schwellen ihre zentralen Enden an, die distalen kollabieren, so

daß schließlich ein ähnliches Bild wie bei Paramaecium auftritt. Bei Frontonia leucas sind die 8—12 zuführenden Kanäle über die ganze Körperoberfläche ausgebreitet und in ihrem Verlauf stark geschlängelt; sie sind eng kanalförmig, distal wenig verengert.

Bei anderen Formen, z. B. Spirostomum und Stentor (vgl. Fig. 78) ist die Zahl der zuführenden Kanäle auf 1—2 reduziert, welche eine konstante Lage haben.

Ebenso konstant ist bei vielen Ciliophoren und manchen Flagellaten die Entleerungsstelle, durch welche die kontraktile Vakuole ihren Inhalt nach außen spritzt; der Exkretionsporus, welcher, wenn eine Pellicula oder eine verfestigte Hautschicht von anderer Art vorliegt, in derselben ausgespart ist. Derselbe liegt vielfach in der Nähe des Zellafters. — Manchmal kommt auch ein konstantes Porenkanälchen vor. Auch in solchen Fällen muß natürlich die Plasmawand der Pulsblase platzen, um ihrem Inhalt den Austritt durch Porus und Porenkanälchen zu gestatten.

Bei Vorticelliden und Eugleniden ist an Stelle des letzteren ein Reservoir eingeschaltet, ein der Harnblase vergleichbarer, bald beutelförmig weiter, bald kanalartig enger Hohlraum, welchen die Flüssigkeit passieren muß, ehe sie ins Freie gelangt. Das Reservoir ist bei den Vorticelliden mit einer festeren Membran ausgekleidet, bei manchen Formen ist die Wand sogar, wie es scheint, mit kontraktilen oder vielleicht eher stützenden Fibrillen versehen. Das Reservoir mündet bei den Vorticelliden in das Vestibulum, bei den Eugleniden in den sog. Cytopharynx. Bei der Vorticellide Campanella sind an Stelle des Reservoirs 2 konstante, mit fester Hüllschicht versehene Entleerungskanäle vorhanden (Fig. 86 A und B). Bei dem parasitischen Infusor Pycnothrix monocystoides aus dem Dickdarm des Klippdachses findet sich im Entoplasma ein verzweigtes Kanalsystem, welches durch einen bewimperten Porus nach außen mündet. Noch komplizierter sind die Exkretionsorganellen der Dinoflagellaten. Bei diesen münden in die Geißelspalte zweierlei flüssigkeitssammelnde Hohlräume aus, welche wahrscheinlich immer getrennte Ausführungsgänge besitzen. Die eine Sorte (Sammelpusule nach Schütt) erinnert in ihrem Aussehen sehr an die kontraktilen Vakuolen der Euglenen. Eine Sammelvakuole ist von einem Ring zuleitender Vakuolen umgeben, welche ihren Inhalt in die erstere ergießen, während diese selbst durch einen Ausführgang mit der Geißelspalte in Verbindung steht (Fig. 87 1 *sp*).

Viel größer pflegen die Hohlräume des zweiten Typus (Sackpusulen nach Schütt) zu sein, welche einen großen Teil des Innern des Tieres ausfüllen und in ihrer Form mir stets eine Beziehung zur Form des Gesamttieres aufzuweisen scheinen. Ein oft nur schmaler Ausführgang verbindet auch diese Organellen mit der Geißelspalte (Fig. 87 2 und 3 *scp*).

Von den gewöhnlichen kontraktilen Vakuolen sind diese Organellen durch die derbe, deutlich sichtbare Hautschicht und den mangelnden Rhythmus in der Entleerung unterschieden. Nach Schütt ist nur gelegentliches Wachsen und Abnehmen zu konstatieren. Dieser Autor hat sie daher als „Pusulen“ von den gewöhnlichen kontraktilen Vakuolen unterschieden. (Möglicherweise dienen diese Sackpusulen als hydrostatische Organe bei den vertikalen Wanderungen dieser typischen Planktonorganismen.)

Die konstante Lage, Form und Ausmündungsweise vieler kontraktiler Vakuolen und ihrer Zuführungskanäle veranlassen, daß sie den Eindruck von morphologisch fest differenzierten Zellorganen machen. Tatsächlich sind sie oft von verdichteten Plasmapartien (Fig. 86 B) umgeben; manche Autoren haben auch Auskleidung ihres Lumens durch membranartige Häutchen angegeben (so Schütt für die Pusulen der Dinoflagellaten).

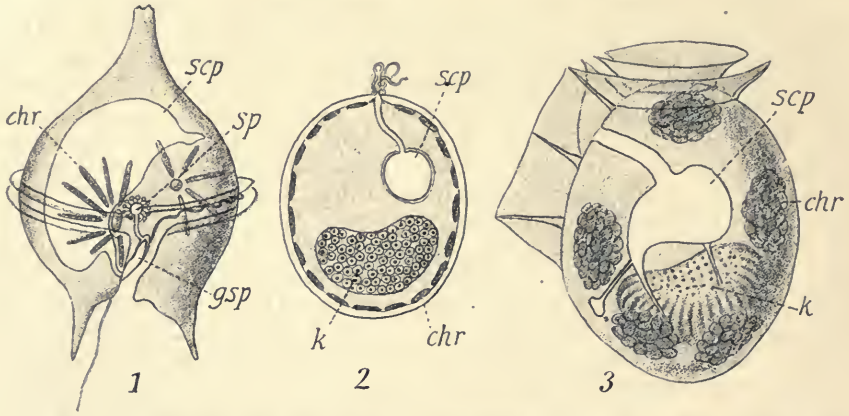



Fig. 87. Pusulen bei verschiedenen Dinoflagellaten. 1 Peridinium divergens Ehrb. 2 Exuviella marina Cienk. 3 Dinophysis ovum Schütt. *sp* Sammelpusule. *scp* Sackpusule. *gsp* Geißelspalte. *k* Kern. *chr* Chromatophoren. (Nach Schütt aus Oltmanns.)

Eine genaue Untersuchung der kontraktilen Vakuolen und ihrer Funktion ergibt jedoch, daß für die Mehrzahl der Fälle eine solche Annahme nicht zulässig ist. Vielmehr entstehen die kontraktilen Vakuolen nach ihrer Entleerung immer wieder als neue Gebilde. Allerdings sind sie bei den Ciliaten durch ihre Lage in dem dichten Corticalplasma dem Einfluß der Plasmabewegungen entzogen und, da sie immer nahe der Körperoberfläche liegen, durch die Struktur und Form der sie umgebenden Körperteile in ihrer Form beeinflußt.

Während die meisten Protozoen nur wenige kontraktile Vakuolen besitzen (1, 2 oder mehrere), kommen bei manchen Ciliaten größere Mengen von solchen vor, bis zu 100 und vielleicht sogar noch mehr.

---

## Wichtigste Literatur[1])
zum Kapitel
## Allgemeine Morphologie der Protozoen.

### 1. Lehr- und Handbücher.

1. **Bütschli, O.**, *Protozoen in: Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Vol. 1. 1.—3. Abt. 1880—1889.*
2. **Blochmann** und **Kirchner**, *Die mikroskopische Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers. 1. Teil. Die Tierwelt. 2. Aufl. 1895.*

1) Entscheidend für die Auswahl der Arbeiten ist nicht immer deren Wichtigkeit für den Fortschritt der Wissenschaft, sondern deren Geeignetheit zur Orientierung über Probleme und Spezialliteratur gewesen.

3. **Calkins, G. N.,** *The Protozoa. New York, Mac Millan & Co., 1901.*
4. **Delage, Y., et Hérouard, E.,** *Traité de Zoologie concrète. Tome I. La cellule et les Protozoaires. 1896.*
5. **Hertwig, R.,** *Lehrbuch der Zoologie. 9. Aufl. 1909.*
6. **Gurwitsch, A.,** *Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904.*
7. **Lang, A.,** *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 2. Aufl. Vol. 1. Abt. 1. 1901.*
8. **Minchin, E. A.,** *Protozoology. London.*

## 2. Protoplasma.

9. **Bütschli, O.,** *Untersuchungen über mikroskopische Schäume im Protoplasma. Leipzig 1892.*
10. — *Meine Ansichten über die Struktur des Plasmas und einige ihrer Gegner. Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. 11. 1901. p. 499.*
11. **Rhumbler, L.,** *Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhalts. In: Zeitschr. f. allg. Physiol. Vol. 1. 1902. p. 279. Vol. 2. 1902. p. 183.*
11b. — *Das Protoplasma als physikalisches System. In: Ergebnisse der Physiologie. Vol. 14. 1914. p. 474.*
12. **Schultze, M.,** *Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. Leipzig 1863.*

## 3. Zellkerne.

Die wichtigsten Auseinandersetzungen über die Natur der Protozoenkerne sind in Spezialarbeiten zerstreut, auf welche man bei Benutzung folgender Arbeiten verwiesen wird:

13. **Calkins, G. N.,** *The phylogenetic significance of certain protozoan nuclei. In: Ann. New Zork Ac. Sci. Vol. 11. 1898. p. 379.*
14. — *The protozoan nucleus. In: Arch. f. Protistkde. Vol. 2. 1903. p. 213.*
*Vgl. hierzu auch die No. 1, 3, 6, 7 dieser Liste.*
14a. **Chatton, E.,** *Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les Amoebiens Faits et théories. In: Arch. Zool. expér. (5) Vol. 5. 1910. p. . .*
15. **Hertwig, R.,** *Ueber Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abhandl. der phys.-math. Klasse d. K. Akad. d. Wiss. München. Vol. 19. 1899. p. 633.*
15a. **Kühn, A. u. v. Wasielewski,** *Untersuchungen über Bau und Teilung des Amoebenkerns. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. 38. 1914. p. 243.*

## 4. Karyosome.

16. **Hartmann, M., u. Prowazek, S.,** *Blepharoplast, Karyosom und Centrosom. In: Arch. f. Protistkde. Vol. 10. 1907. p. 306.*
17. **Hartmann, M.,** *Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Jena, G. Fischer, 1911.*
18. **Schaudinn, F.,** *Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. In: Zool. Jahrb. Anat. Vol. 13. 1900. p. 197.*
19. — *Generations- u. Wirtswechsel bei Trypanosoma u. Spirochäten. In: Arbeit. a. d. K. Gesundheitsamt. Vol. 20. 1904. p. 387.*
20. **Siedlecki,** *Ueber die Bedeutung des Karyosoms. In: Bull. Ac. Sc. Krakau. 1905.*

## 5. Chromidien.

21. **Hertwig, R.,** *Ueber Encystierung und Kernvermehrung bei Arcella vulgaris, In: Festschrift f. C. v. Kupffer. Jena 1899. p. 367.*
22. — *Die Protozoen und die Zelltheorie. In: Arch. f. Protistkde. Vol. 1. 1902. p. 1.*
23. — *Ueber physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. In: Festschrift f. E. Haeckel. Jena 1904. p. 303.*
24. **Goldschmidt, R.,** *Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. In: Zool. Jahrb. Anat. Vol. 21. 1904. p. 1.*
25. — *Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistkde. Vol. 5. 1904. p. 126.*
26. **Goldschmidt u. Popoff,** *Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- u. Metazoenzelle. Ibid. Vol. 8. 1907. p. 321.*
27. **Mesnil, F.,** *Chromidies et questions connexes. In: Bull. Inst. Pasteur. Vol. 3. 1905. No. 8. p. 1—10.*
28. **Schaudinn, F.,** *Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. In: Arb. aus dem K. Gesundheitsamte. Vol. 19. 1903. p. 547.*

### 6. Centrosomen.

29. **Doflein, F.**, *Zell- u. Protoplasmastudien. 1. Heft: Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zellteilung. Nach Untersuchungen an Noctiluca und anderen Organismen. Jena 1900 (auch Zool. Jahrb. Anat. Vol. 14. p. 1).*
30. **Hertwig, R.**, *Ueber Centrosom und Centralspindel. In: Sitzber. Ges. Morph. u. Physiol München 1895. p. 41.*
30b. **Mulsow, K.**, *Ueber Fortpflanzungserscheinungen bei Monocystis rostrata n. sp. In: Arch. f. Protistkd. Vol. 22. 1911. p. 20.*
31. **Schaudinn, F.**, *Ueber den Zeugungskreis von Paramoeba eilhardi. In: Sitzber. Ak. Wiss. Berlin. 1899. p. 31.*
32. — *Ueber das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. In: Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1896. p. 113.*
33. **Schewiakoff, W.**, *Ueber die karyokinetische Teilung der Euglypha alveolata. In: Morph. Jahrb. Vol. 13. 1888. p. 193.*

*Vgl. dazu noch die No. 16, 17, 19 und 26 dieser Liste. Besonders in 17 und 26 finden sich ausführliche Literaturangaben.*

### 7. Blepharoplaste und Parabasalapparate.

34. **Janitzki, C.**, *Zur Kenntnis des Parabasalapparates bei parasitischen Flagellaten. In: Biolog. Centralbl. Vol. 31. 1911. p. 321.*
34b. — *Untersuchungen an parasitischen Flagellaten. II. Teil. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 112. 1915. p. 573.*
35. **Prowazek, S. v.**, *Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. In: Arb. Kais. Gesundheitsamt. Vol. 21. 1904. p. 1.*
36. **Senn u. Wasielewski**, *Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten des Rattenblutes. In: Zeitschr. Hyg. u. Inf. Vol. 35. 1900. p. 444.*
37. **Senn, G.**, *Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse von den flagellaten Blutparasiten. In: Arch. f. Protistkde. Vol. 1. 1902. p. 344.*
37b. **Werbitzki**, *Ueber blepharoplastlose Trypanosomen. In: Centralbl. f. Bakt. 1. Abt. Orig. Vol. 63. 1910.*

*Vgl. hierzu ferner die No. 16, 19, 24 dieser Liste, sowie weiter unten die über Flagellaten.*

### 8. Bewegungsorganellen.

38. **Goldschmidt, R.**, *Lebensgeschichte der Mastigamöben Mastigella vitrea u. Mastigina setosa. In: Arch. Protistkde. Suppl. 1. 1907. p. 83.*
39. **Prowazek, S. v.**, *Flagellatenstudien. In: Arch. f. Protistkde. Vol. 2. 1903. p. 195.*
40. **Maier, N.**, *Ueber den Wimperapparat der Infusorien. In: Arch. f. Protistkde. Vol. 2. 1902. p. 73.*
41. **Rhumbler, L.**, *Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I. In: Arch. f. Entwickl.-Mech. Vol. 7. 1898. p. 103.*
42. **Schuberg, A.**, *Ueber Cilien u. Trichocyten einiger Infusorien. In: Arch. f. Protistkde. Vol. 6. 1905. p. 61.*
43. **Schultze, M.**, *Der Organismus der Polythalamien. Leipzig 1854.*
44. **Verworn, M.**, *Allgemeine Physiologie. 4. Aufl. Jena 1907.*

*Vgl. dessen zahlreiche dort zitierte Arbeiten über Bewegung der Protozoen sowie No. 1, 6, 7, 19 dieser Liste.*

### 9. Bewegung durch Zellprodukte.

45. **Bütschli, O.**, *Bewegung der Diatomeen. In: Vhdl. Naturh.-med. Vereins Heidelberg. N. F. Vol. 4. 1892. p. 580.*
46. **Lauterborn, R.**, *Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig 1896.*
47. **Crawley, H.**, *The progressive movement of Gregarines. In: Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 1902. p. 4.*
48. — *The movements of Gregarines. Ibid. 1905. p. 89.*
49. **Müller, O.**, *Die Ortsbewegung der Bacillariaceen. Mehrere Aufsätze in den Berichten der Deutsch. Bot. Ges. 1889—1897.*
50. **Schewiakoff, W.**, *Ueber die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 58. 1894. p. 340.*

*Weitere Angaben im Kapitel Diatomeen, in: Oltmanns, Die Algen. Jena 1905—1906.*

### 10. Bewegungserscheinungen im Plasma.

51. **Hertwig, R.,** *Der Organismus der Radiolarien. In: Jenaische Denkschrift. Vol. 2. 1879.*
52. **Schröder, O.,** *Beiträge zur Kenntnis von Campanella umbellaria. In: Arch. f. Protistenkde. Vol. 7. 1906. p. 75.*
53. — *Beiträge zur Kenntnis von Stentor coeruleus u. St. roeselii. Ibid. Vol. 8. 1907. p. 1.*
54. **Schuberg, A.,** *Zur Kenntnis des Stentor coeruleus. In: Zool. Jahrb. Anat. Vol. 4. 1891. p. 197.*

*No. 52—54 zitieren die wichtigste Literatur über kontraktile Fibrillen.*

*Für Plasmabewegung sind vor allem wichtig die No. 1, 9, 11, 12, 41, 43, 44 dieser Liste.*

### 11. Stützsubstanzen.

55. **Klebs, G.,** *Flagellatenstudien. Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 55. 1893. p. 265.*
56. **Awerinzeff,** *Ueber die Struktur der Kalkschalen mariner Rhizopoden. Ibid. Vol. 74. 1903. p. 478.*
57. — *Beiträge zur Kenntnis mariner Rhizopoden. In: Mitteil. Zool. Stat. Neapel. Vol. 16. 1903/4. p. 349.*
58. — *Die Struktur und die chemische Zusammensetzung der Gehäuse bei den Süßwasserrhizopoden. In: Arch. Protistkde. Vol. 8. 1907. p. 95.*
59. **Rhumbler, L.,** *Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. III. IV. V. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 61. 1895—96.*

*No. 56—58 enthalten reichlich Literaturangaben.*

60. **Winter, F. W.,** *Zur Kenntnis der Thalamophoren. I. Untersuchungen über Peneroplis pertusus. In: Arch. f. Protistkde. Vol. 10. 1907. p. 1.*

*Außerdem ist zu verweisen auf die zahlreichen Angaben in No. 1, 2, 7.*

### 12. Ernährungsorganellen.

61. **Stein, F. v.,** *Der Organismus der Infusionstiere. 3. Abt. Leipzig 1859—1883.*
62. **Francé, R.,** *Der Organismus der Craspedomonaden. Budapest 1897.*

*Die wichtigsten Angaben finden sich in No. 1 der Liste.*

### 13. Exkretionsorganellen.

*Siehe die No. 1, 2, 3, 7, 12, 41, 43, 44, 32, 55, 61 dieser Liste, außerdem:*

63. **Schütt, F.,** *Ueber Organisationsverhältnisse des Plasmaleibs der Peridineen. Sitzber. K. Pr. Akad. Wiss. Berlin. 1892.*
64. — *Die Peridineen der Plankton-Expedition. Ergebn. der Plankton-Exp. Vol. 4. 1895.*

# II. Allgemeine Physiologie der Protozoen.

## Einführung.

Wir erkennen lebende Organismen als solche an der chemischen Besonderheit der ihren Körper aufbauenden Substanzen, an Form und Struktur des Körpers und seiner Teile und an gewissen nur den lebenden Körpern eigentümlichen Vorgängen, welche an und in den Organismen ablaufen. In dem ersten Teil dieses Buches wurde das materielle Substrat, an welchem sich die Erscheinungen des Lebens der Protozoen abspielen, geschildert. Nur wenig konnte dabei über die stoffliche Eigenart der Körpersubstanzen ausgesagt werden, die Hauptsache unseres Wissens besteht in der Kenntnis von Formverhältnissen. Dies muß bei der Beurteilung der im Nachfolgenden gegebenen Skizze der allgemeinen Physiologie der Protozoen im Auge behalten werden. Auch hielt ich es für dem Zweck dieses Buches entsprechend, die Darstellung hauptsächlich auf die morphologisch sich äußernden Prozesse zu konzentrieren. Für eingehenderes Studium muß ich auf Verworns „Allgemeine Physiologie“ und auf Prowazeks „Einführung in die Physiologie der Einzelligen (Protozoen)“, für die Reizphysiologie vor allem auf das vorzügliche Werk von Jennings „Das Verhalten der niederen Tiere“ verweisen.

Die Protozoen werden als besonders geeignet zur Erforschung der Lebensprozesse angesehen, da in den vielfach durchsichtigen Körpern auf kleinem Raum sich alle jene Vorgänge abspielen, welche bei den Metazoen auf viele Organe und Zellen verteilt sind. Auch bringt es die relativ geringe Komplikation im Körperbau der niederen Formen mit sich, daß viele sekundäre Prozesse fehlen, welche bei den Metazoen und Pflanzen das eigentliche Wesen des Lebens verschleiern.

Die Physiologie unterrichtet uns von den Lebensvorgängen und klärt uns über das Verhältnis der Erscheinungen an den lebenden Wesen zu den übrigen Erscheinungen in der Welt auf. Die für uns nachweisbaren Lebensvorgänge stellen sich dar als in relativ kleinen Zeiteinheiten vor sich gehende gesetzmäßige Veränderungen an den belebten Körpern. Diese Veränderungen sind:

1) chemische Prozesse,
2) Bewegungen (der ganzen Organismen oder von Teilen ihrer Substanzen).

Beim Studium dieser Veränderungen machen wir die gleiche Erfahrung, wie ich sie vorher für unser Wissen vom Aufbau der Protozoen erwähnte. Wir wissen viel mehr von den morphologisch sich

bemerkbar machenden Vorgängen als von den Stoffumsetzungen, den chemischen Prozessen, welche ja für erstere die Grundlage darstellen müssen.

## A. Der Stoffwechsel der Protozoen.

### I. Ueber die „lebende Substanz" in den Protozoen.

Wir sahen früher, daß die Stoffe, welche den Protozoenkörper aufbauen, der Elementaranalyse zugänglich sind und sich erweisen als aus denselben Elementen zusammengesetzt, welche wir auch sonst in der anorganischen und organischen Welt finden. Von den aus ihnen zusammengesetzten Substanzen ist das „Protoplasma" der den Protozoen wie allen lebenden Wesen gemeinsame Bestandteil. Weil wir diesen Bestandteil überall da vorfinden, wo sich Lebensvorgänge abspielen, nehmen wir an, daß er die notwendige Grundlage des Lebens darstellt.

Ferner haben wir früher gesehen, daß wir das Protoplasma nur nach physikalischen und morphologischen Kriterien allgemein definieren können, daß wir aber in den Chemismus desselben nicht sehr tief eingedrungen sind.

Wenn wir nun das Protoplasma mit den uns zugänglichen Methoden untersuchen, so erweist es sich als ein Gemisch von verschiedenen Substanzen. Eine Untersuchung darüber, welcher von diesen Bestandteilen des Protoplasmas der eigentliche Träger des Lebens sei, erscheint wenig aussichtsvoll. Die in der Natur überall gleichartig verlaufenden Vorgänge weisen uns vielmehr darauf hin, daß das Gemeinsame bei allen Lebensvorgängen am Protoplasma gewisse chemische Wechselwirkungen zwischen seinen Komponenten sind. Wir haben daher kein Recht, das Protoplasma „die lebende Substanz" zu nennen und mit diesem Ausdruck irgendwelche mystischen Vorstellungen zu verbinden. Vielmehr ergibt sich aus den Erfahrungen, daß wir in der Wechselwirkung zwischen gewissen Substanzen, welche voneinander getrennt, jede für sich, keine Kennzeichen des Lebens erkennen lassen, die wichtigste Grundlage der Lebenserscheinungen zu erblicken haben.

Zur Klärung der Probleme, welche die stoffliche Eigenart und die Stoffumsetzungen der Protozoen für uns enthalten, ist es ohne Vorteil, mit einer „lebenden Substanz" zu rechnen, zu deren Annahme uns auch keinerlei Tatsachen nötigen.

### II. Ernährung.

Wie alle lebenden Organismen, so sind auch die Protozoen dadurch ausgezeichnet, daß die in ihrem Körper enthaltenen Substanzen unter Arbeitsleistung einem unablässigen Verbrauch unterliegen, welcher durch Aufnahme geeigneter Stoffe in den Tierkörper immer wieder kompensiert werden muß.

Zeitweise kann der Bedarf durch Stoffe gedeckt werden, welche als „Reservematerial" wie Fremdkörper im Protoplasma liegen und nach und nach in den Stoffwechsel einbezogen werden können. Stets muß aber nach einiger Zeit dann wieder Stoffaufnahme von außen erfolgen.

Je nach der Beschaffenheit der Stoffe, welche von außen aufgenommen werden, pflegt man die Organismen in „plasmodome"

und „plasmophage“ Formen einzuteilen, indem man unter ersteren solche versteht, welche die Bestandteile des Protoplasmas mit Hilfe von anorganischen „Nährstoffen“ herstellen, während die plasmophagen Formen dazu nicht imstande sind, sondern organische Verbindungen als Ausgangsmaterial verwenden müssen. Diese Bezeichnungsweise ist insofern eine nicht sehr glückliche, als beide Gruppen aus dem Nährmaterial, welches sie chemisch verarbeiten, neues Protoplasma „aufbauen“; die plasmodomen Formen verwenden dazu jedoch nur Wasser, Kohlensäure und Mineralsalze, während die plasmophagen Formen auf organische Verbindungen angewiesen sind, welche in der freien Natur nur aus Bestandteilen von Organismen entstammen können. Für unsere Auffassung besteht also nur ein gradueller Unterschied zwischen den Organismen, welche zur Herstellung der für sie charakteristischen Protoplasmabestandteile die organischen Komponenten durch Synthese aus unorganischem Material selbst fabrizieren, und denjenigen Organismen, welche als Rohmaterial in ihrer Fabrikation von vornherein auf organische Verbindungen angewiesen sind. Man verwendet daher wohl richtiger die Bezeichnungen autotroph statt plasmodom und heterotroph statt plasmophag. Letztere Bezeichnung umfaßt außer den Formen, welche sich räuberisch von lebenden Tieren ernähren, noch die Bakterien- und Pflanzenfresser, die Aasfresser, die Saprozoen und Parasiten.

Bei den autotrophen Organismen ist der wichtigste der von außen zugeführten Stoffe die Kohlensäure, welche zur Synthese von zuckerähnlichen Substanzen verwandt wird, aus welchen wiederum die weitergehenden Synthesen zur Bildung von Eiweißsubstanzen führen. Die zu den ersten Synthesen notwendige Energie wird bei den Pflanzen durch das Sonnenlicht oder durch chemische Vorgänge geliefert. Man unterscheidet danach photosynthetische Plasmabildung [1]) und chemosynthetische Plasmabildung [1]) (letztere im speziellen Fall der Nitro- und Eisenbakterien).

### 1. Die Ernährung der autotrophen (plasmodomen) Protozoen (holophytische Ernährung).

Wie bei den chromophyllhaltigen Pflanzen, so erfolgt auch bei den autotrophen Protozoen die Plasmabildung auf dem Wege über Photosynthese organischer Substanzen. Wegen der Uebereinstimmung mit den typischsten unter den Pflanzen nennt man diese Form der Ernährung auch holophytische Ernährung. Während die Tatsache, daß es zahlreiche Protozoen mit dieser Art des Stoffwechsels gibt, sichergestellt ist, gibt es nur eine geringe Zahl von Untersuchungen, welche die Einzelheiten dieses Stoffwechsels, seine Etappen, die Verwendung der erzeugten Materialien etc. zum Gegenstand haben.

Wie bei den Pflanzen, so ist auch bei den Protozoen die Umsetzung der strahlenden Energie des Lichtes in die bei den Synthesen notwendige chemische Energie an das Vorhandensein von farbigen Substanzen gebunden, Chromophyllsubstanzen, welche in der Regel in abgegrenzten Körpern von dichter Struktur und plasmatischem Bau im Innern der Zelle auftreten. Solche Körper werden

1) Der Ausdruck „Assimilation“ ist wegen der unklaren Vorstellungen, welche historisch an ihm haften und leicht Verwirrungen stiften können, absichtlich vermieden.

zusammenfassend als Chromatophoren bezeichnet. Selten ist Vorkommen von diffuser grüner Färbung des ganzen Protoplasmas angegeben worden (Engelmann: Vorticella campanulata). Es wäre von großer Wichtigkeit, neue Aufschlüsse über diesen Punkt zu erhalten.

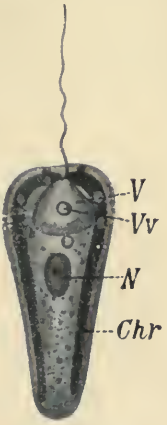



Fig. 88.

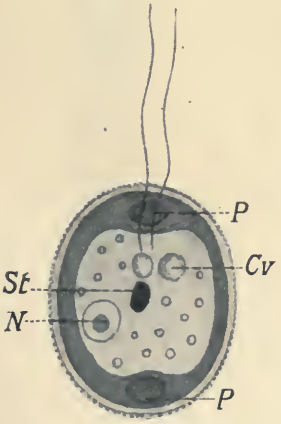



Fig. 89.

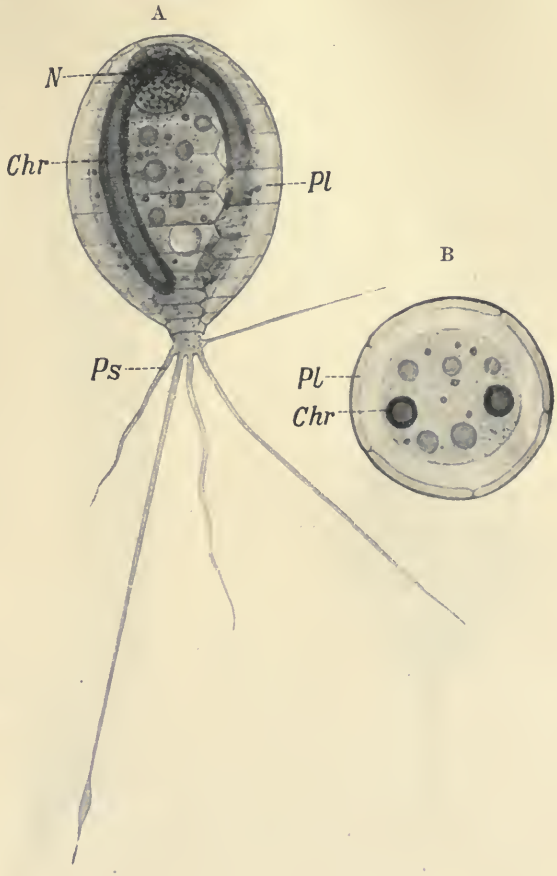



Fig. 90.

Fig. 88. Microglena punctifera Ehrb. *V* Reservoir. *Vv* kleine kontraktile Vakuolen. *Chr* Chromatophor. *N* Kern. (Nach Stein.)

Fig. 89. Mesostigma viride Laut. *N* Kern. *St* Stigma. *Cv* kontraktile Vakuole. Dunkelgrau ist das ringförmige, im Leben grüne Chromatophor dargestellt, welches zwei Pyrenoïde (*P*) umschließt. (Nach Lauterborn.)

Fig. 90 A und B. Paulinella chromatophora Laut. A von der Seite, B Querschnitt. *N* Kern. *Chr* Chromatophor. *Pl* Platten der Schale. *Ps* Pseudopodien. (Nach Lauterborn.)

Die Chromatophoren gleichen durchaus denjenigen der Pflanzen. Sie kommen in sehr verschiedenen Formen vor: sie sind scheiben-, band-, spindel-, schlüssel- oder plattenförmig etc. Sie finden sich in der Ein- und Mehrzahl in einem Individuum.

Chromatophoren finden wir fast ausschließlich bei den Flagellaten (vgl. jedoch Paulinella chromatophora Laut., ein Rhizopod, Fig. 90).

Am weitesten verbreitet sind rein grüne Chromatophoren in verschiedenen Tönen der grünen Farbe, welche Chlorophyll enthalten; sie kommen bei Eugleninen, Chloropeltinen, Coelomonadinen, Polyblepharidien, Chlamydomonadinen und Volvocinen vor. Außerdem kann man gelb bis braun gefärbte bei den Chrysomonadinen und Cryptomonadinen, bläulich-grüne bei dem Rhizopoden Paulinella (Fig. 90) sehen. In der Mehrzahl der Fälle scheint der Farbstoff vollkommen identisch mit dem Chlorophyll der grünen Pflanzen zu sein. Doch ähnelt der gelbe Farbstoff mancher Formen (z. B. das Phykopyrin der Peridineen) dem Diatomin. In den braunen Chromatophoren ist ebenfalls Chlorophyll vorhanden, es wird nur durch einen braunen Farbstoff verdeckt,

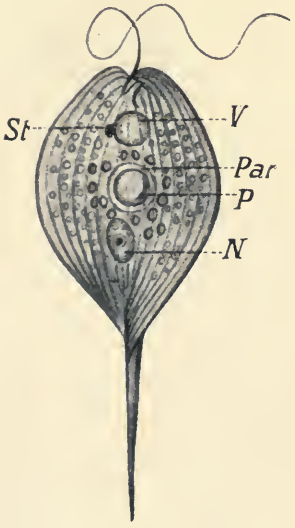



Fig. 91.

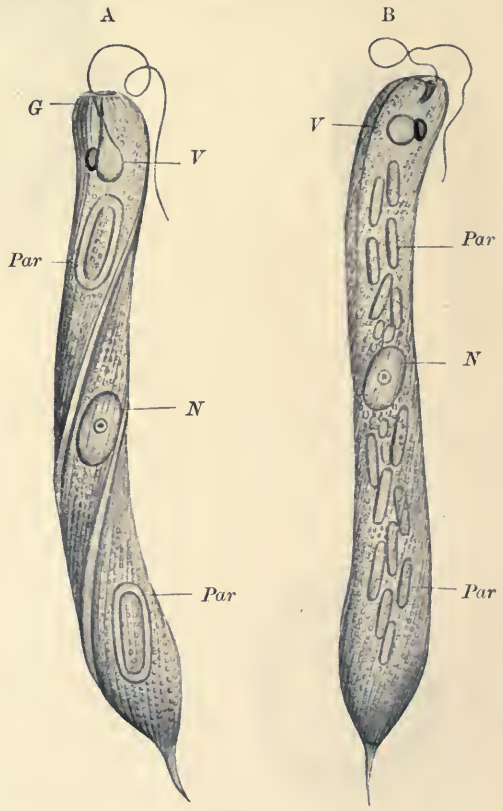



Fig. 92 A und B.

Fig. 91. Phacus longicaudus Duj. *N* Kern. *P* Pyrenoïd. *Par* dessen aus Paramylum bestehende Schale. *St* Stigma. *V* kontraktile Vakuole. (Nach Stein.)

Fig. 92 A und B. Euglena oxyuris Schm. Zwei Individuen derselben Art. A mit wenigen großen Paramylumherden, B mit kleinen Paramylumkörnern im Plasma. *N* Kern. *V* Vakuole mit Stigma. *G* Geißelspalte. *Par* Paramylum. (Nach Stein.)

läßt sich jedoch durch Zusatz von Alkohol leicht nachweisen, indem dann der braune Farbstoff zuerst in Lösung geht und die Chromatophoren grün gefärbt zurückläßt. Fast stets ist neben dem grünen Farbstoff ein gelber vorhanden, dem Xanthophyll vergleichbar; daneben noch in manchen Fällen ein brauner, wasserlöslicher Farbstoff.

Der rote Farbstoff, welcher ähnlich wie bei Algen auch bei Flagellaten (vgl. Euglena sanguinea, Haematococcus) vorkommt, und zwar besonders in Ruhezuständen, scheint dem Karotin nahezustehen

und ist vielleicht auch ein Umwandlungsprodukt des Chlorophylls. Er wird als Hämatochrom bezeichnet.

Das Hämatochrom tritt in manchen grünen Flagellaten in solchen Mengen auf, daß die betreffenden in großen Massen vorkommenden Arten das ganze von ihnen bewohnte Wasser rot färben (z. B. Euglena sanguinea, Haematococcus pluvialis, Chlamydomonas nivalis, Dunaliella). So kommt das Phänomen der Blutseen in den Alpen und des roten Schnees, sowie die rote Färbung des Salinenwassers zustande. Durch neuere Untersuchungen ist festgestellt, daß die Anreicherung des Hämatochroms durch Armut des Nährmediums an Stickstoff und Phosphor bedingt ist. Daher ergrünt Euglena sanguinea in den Blutseen der Alpen, wenn mit Erhöhung der Temperatur im Sommer durch Fäulnis etc. das Wasser an organischen Verbindungen reicher wird (Reichenow 1909). Das Hämatochrom löscht das kurzwellige Ende des Spektrums vollkommen aus. Daher dachte man an eine schützende Wirkung gegen Einflüsse der chemisch wirksamen Lichtstrahlen. Solche sind nicht erwiesen, dagegen ist beobachtet worden, daß das Hämatochrom sich im starken Licht in der Zelle ausbreitet, im schwachen Licht zentral zusammenzieht. Wie schwaches Licht wirken rote, wie starkes weiße, blaue und besonders grüne Strahlen.

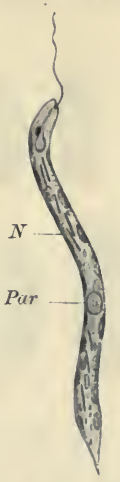



Fig. 93. Euglena deses Ehrb. Mit randständigen, regelmäßig angeordneten Chromatophoren. *N* Kern. *Par* Paramylum. (Nach Stein.)

Die Chromatophoren vermehren sich durch Teilung. Wie bei den Algen, so findet man auch bei den Flagellaten vielfach in den Chromatophoren stark lichtbrechende und mit Kernfarbstoffen sich stark färbende, scharf umschriebene Körperchen, die Pyrenoide (vgl. Fig. 89 und 90), welche sich ebenfalls durch Teilung vermehren. Infolgedessen wurden sie oft mit Kernen verglichen.

Pyrenoide sind entweder „nackt", oder mit einer Hülle oder Schale umgeben, welche aus Stärke resp. Paramylum besteht.

Pyrenoidähnliche Körperchen kommen übrigens auch bei farblosen saprozoisch lebenden Flagellaten vor, z. B. Chilomonas paramaecium; dann liegt jedem dieser Körperchen ein Stärkekörnchen an.

Die Beobachtungen zeigen, daß viele Formen unter den farbigen Flagellaten ähnlich wie die Pflanzen Stärke als Produkt der Synthese aufweisen. Wir haben allen Grund anzunehmen, daß bei ihnen die Zuckersynthese, ähnlich wie bei den grünen Pflanzen erfolgt, d. h. daß bei Vorhandensein von Kohlensäure und der nötigen Mineralsalze in Wasser unter dem Einfluß der Sonnenstrahlen die Aufbauvorgänge erfolgen. Die Experimente, welche zur Züchtung von grünen Flagellaten in den unten angegebenen anorganischen Nährlösungen (s. Abschnitt: Technik) angestellt wurden, bestätigen diese Annahme. Viele mit Chromatophoren versehene Protozoen vermögen ohne Zuführung organischer Verbindungen in wässeriger Lösung von Mineralsalzen am Licht zu existieren.

Das Wasser mit den gelösten Mineralbestandteilen wird entweder durch die Hautschicht osmotisch oder durch den Zellmund aktiv ins Zellplasma aufgenommen, und nur im Licht erfolgt dann in den

Chromatophoren die Synthese, deren Resultat in Form der verschieden gestalteten Körner (Fig. 94) stärkeähnlicher Substanzen nachweisbar wird. Von den Zwischenstufen ist uns nichts bekannt.

Das Produkt besteht, wie gesagt, aus Amylum (Stärke) oder Paramylum; das letztere (welches bei den Eugleninen vorkommt) hat ähnliche chemische Zusammensetzung wie das erstere, unterscheidet sich jedoch durch die charakteristische Besonderheit, daß es sich mit Jod nicht blau färbt. (Nähere Angaben und Literatur bei: O. Bütschli, Beiträge zur Kenntnis des Paramylons, Arch. Prot., Bd. 7, 1906, p. 197.)

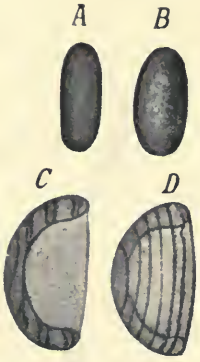



Fig. 94. Zwei Typen von Paramylumkörnern aus Euglena gracilis. A, B Kleiner ovaler Körper, von beiden Seiten dargestellt. C, D uhrglasförmige, geschichtete Körper. (Nach Bütschli.)

Exaktere Untersuchungen über die Bedingungen der Photosynthese bei den grünen Protozoen gibt es sehr wenige; doch dürfen wir annehmen, daß sie sich in den meisten Punkten ähnlich wie grüne Algen verhalten.

Die meisten Formen gedeihen besser in schwach alkalischem Medium; für viele sind schon Spuren von freien Säuren schädlich (z. B. Chlamydomonas). Für die untersuchten Formen hat sich Kalium und Calcium als unentbehrlich erwiesen. Im übrigen kommen große Schwankungen im Bedarf an Mineralsalzen vor, wie die Biologie der einzelnen Formen beweist.

Viele Formen gedeihen gut in künstlichen Lösungen, worüber sich Näheres im Kapitel über Technik der Protozoenuntersuchung findet.

---

Auch über den Einfluß der verschiedenen Bestandteile des Lichtes haben wir keine Versuche, welche sich direkt auf Protozoen beziehen. Wir nehmen aber wohl mit Recht an, daß die Photosynthese bei den grünen Formen im roten Licht am intensivsten stattfindet.

Man kann verfolgen, daß bei geeigneten Lebensbedingungen bei Belichtung die Stärke- und Paramylumkörper zunehmen, daß sie im Dunkeln gelöst werden und partiell oder ganz verschwinden. Ihre Entstehung scheint nicht an die Chromatophoren gebunden zu sein, denen sie ja in der Regel anliegen, sondern kann auch frei im Plasma vor sich gehen, in welches dann die bei der Synthese entstandenen Stoffe in gelöstem Zustand diffundieren müssen.

Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, daß eine Anzahl der Chromatophoren besitzenden Protozoen nicht gut oder gar nicht fortkommt, wenn ihnen nicht organische Nahrung geboten wird. So kann nach neuesten Untersuchungen von Charlotte Ternetz Euglena gracilis zwar rein anorganisch gezüchtet werden, vermehrt sich aber in diesem Falle kaum. Euglenen vermögen alle möglichen organischen Verbindungen zu verwerten, z. B. Euglena gracilis nach Zumstein; nach Ternetz ziehen sie $NH_4$-Verbindungen den Nitraten vor; vor allem zeigen sie aber eine direkte Vorliebe für Peptone, bei deren

Vorhandensein sie besonders gut gedeihen. Solche Formen leiten uns zu den Saprozoen über. Vielfach finden wir auch mit farbigen Protozoen nächstverwandte Formen farblos (z. B. Polytoma uvella unter den Chlamydomonadinen, ferner Eugleninen und zwar teils Formen, welche nur als farblos bekannt sind, wie Astasia, Peranema u. a., teils solche, welche in grünen und farblosen Varietäten nebeneinander vorkommen, wie Arten von Euglena, Phacus, Trachelomonas). Solche Formen erzeugen zum Teil noch Stärke als Stoffwechselprodukt, wie das besonders auffällig bei der völlig farblosen Cryptomonadine Chilomonas paramaecium uns entgegentritt.

Sehr wichtig für die Beurteilung der nahen Verwandtschaft zwischen chromophyllhaltigen und farblosen Protozoen ist die Tatsache, daß manche grüne Formen sich in farblose Rassen umzüchten lassen. Das ist besonders bei Euglenaarten verfolgt worden.

Khawkine und später besonders Zumstein haben nachgewiesen, daß Euglena (gracilis bei Zumstein), eine Gattung, deren Angehörige ja ohnehin eine Neigung für organische Nährstoffe aufweisen, in Nährlösung, welche sehr reich an organischer Substanz ist, ihre grüne Farbe sogar am Licht verliert (Fig. 95). Bei geringerem Gehalt der Nährlösung an organischen Substanzen behalten die Kulturtiere im Licht die grüne Farbe, verlieren sie aber im Dunkeln. Durch abwechselndes Belichten und Verdunkeln kann man die Kulturen beliebig grün und weiß machen. Bei rein anorganischer Nährlösung behalten die Tiere jedoch auch im Dunkeln ihre grüne Farbe bei.

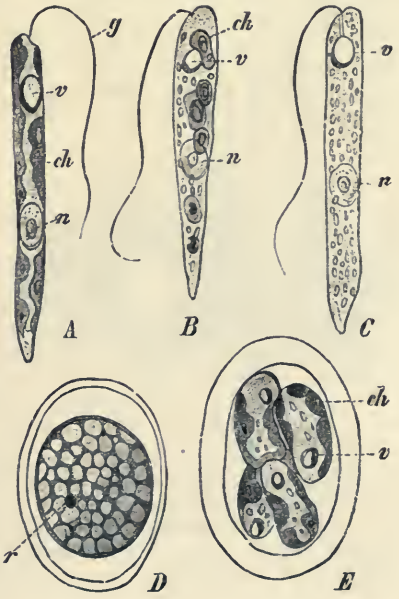



Fig. 95. Euglena gracilis Ehrb. A Form mit grünen Chromatophoren. Vergr. 630. B Halbsaprozoische Form mit kleinen grünen Chromatophoren. Vergr. 650. C Farblose saprozoische Form, bei Lichtabschluß in Nährlösung gezogen. Vergr. 630. D Dauercyste der farblosen Form (Fig. C). Vergr. 1000. E Keimung einer Dauercyste der grünen Form (Fig. A), Zerfall in 4 später austretende Tochterzellen. Vergr. 1000. *n* Kern. *ch* Chromatophoren. *v* Vakuole mit Stigma. *g* Geißel. *r* Stigma. (Aus Strasburger nach Zumstein.)

Bei solchen Experimenten verblassen die Chromatophoren im Dunkeln, sie verkleinern sich auch und sind schließlich als relativ winzige Gebilde nachweisbar, welche sehr an die Leukoplasten der höheren Pflanzen erinnern. Dabei erfahren auch die Stigmen eine Rückbildung. Wir gelangen damit experimentell zu Formen, welche durchaus manchen der in freiem Zustand nur farblos nachgewiesenen Arten gleichen, z. B. sehr an Chilomonas paramaecium mit seinen kleinen Leukoplasten erinnern. Wir sind also vollkommen zu der Annahme berechtigt, daß sich auch in freier Natur solche farblose Formen aus farbigen jederzeit entwickeln können.

Nach Ternetz tritt aber in eiweißreichen Nährlösungen eine Zwischenform von Euglena gracilis auf, welche bald farblos ist, bald gelbe und rote Färbung im Plasma aufweisen kann. Bei der Fortpflanzung spaltet sich diese Zwischenform im Verlauf einiger Wochen in normal grüne Individuen und eine hyaline Lichtform, die auch im Licht nicht wieder ergrünen kann. Sie hat ihre Leukoplasten vollkommen eingebüßt und macht einen durchaus degenerierten Eindruck. Sie ist wahrscheinlich bei der Vermehrung durch Abspaltung aus den Zwischenformen entstanden, kann aber auch direkt von grünen Individuen abstammen. Ihre Entstehung ist darauf zurückzuführen, daß der Teilungsrhythmus der Chloro- resp. Leukoplasten langsamer ist, als derjenige der ganzen Individuen. Es können also aus einer Teilung leukoplastlose (apoplastide) Individuen entstehen.

### *Die Symbiose mit Algenzellen bei den Protozoen.*

Wie unter den Metazoen, so gibt es auch unter den Protozoen zahlreiche Arten, welche in ihrem Protoplasma Algenzellen beherbergen. Es sind dies teils Algen mit grünen, teils solche mit gelben Chromatophoren. Erstere werden als Zoochlorellen, letztere als Zooxanthellen zusammenfassend bezeichnet.

Zoochlorellen sind nachgewiesen bei Amöben, Heliozoen, Foraminiferen, Flagellaten (auch Noctiluca nach Weber-van Bosse in den Tropen) und zahlreichen Ciliaten. Es sind wahrscheinlich stets Algen aus der Gruppe der Protococcaceen.

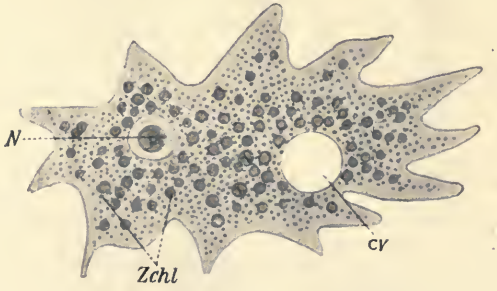



Fig. 96.

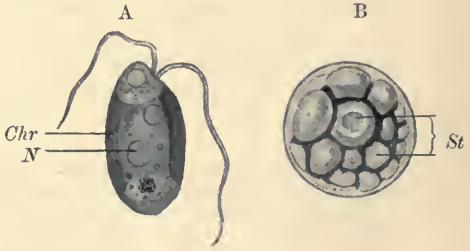



Fig. 97.

Fig. 96. Amoeba viridis Leidy. *N* Kern. *cv* kontraktile Vakuole. *Zchl* Zoochlorellen. (Nach Gruber.)

Fig. 97. Cryptomonas Schaudinni. Zooxanthelle aus Peneroplis pertusus. A ausgeschwärmt, B innerhalb des Foraminifers. *Chr* Chromatophor. *N* Kern. *St* Stärke. (Nach F. Winter.)

Zooxanthellen hat man bei Radiolarien, Foraminiferen, Flagellaten und Ciliaten gefunden. Für die Zooxanthellen wird ebenfalls meist angenommen, daß es sich um Algen handle. Vielleicht sind es verschiedenartige Organismen; in einigen Fällen ist ihr Ausschwärmen in Form von cryptomonasartigen Flagellaten festgestellt (Chrysidella = Cryptomonas Brandti Schaudinn bei Trichosphaerium Sieboldi, Chrysidella = Cryptomonas Schaudinni Winter bei Peneroplis pertusus, Fig. 97).

Die einzelligen kleinen Organismen kommen vorwiegend im Entoplasma ihrer Wirte in Zahlen von wenigen (5—10) bis zu mehr als 100000 Exemplaren vor. In demselben Protozoon findet man stets

dieselbe symbiontische Algenart. Es sind ovale bis kugelige Körperchen von 5—20 μ Durchmesser; vielfach mit einer deutlichen Cellulosemembran, bandförmigen Chromatophoren und je einem Zellkern.

Mit manchen Protozoen stehen ihre Chlorellen oder Xanthellen in einem sehr engen Verhältnis, indem sie stets miteinander vergesellschaftet gefunden werden. In diesem Fall sind die Algen zu einem selbständigen freien Leben nicht befähigt, sie zeigen auch mancherlei Rückbildungen, z. B. Schwund der Cellulosemembran, so bei den Zooxanthellen der Acanthometriden. Neuerdings wird allerdings die selbständige Natur der letzteren bestritten und sie werden wohl mit Unrecht für Bestandteile des Acanthometridenkörpers erklärt.

In anderen Fällen ist der Zusammenhang beider Organismen ein lockerer. Die Chlorellen von Stentor viridis und von Paramaecium bursaria sind in künstlicher Kultur von Famintzin vom Körper ihrer Wirte isoliert gezüchtet worden, diejenigen von Frontonia durch Schewiakoff.

Schewiakoff konnte ferner die weiße Form von Frontonia leucas durch Fütterung mit zerdrückten Exemplaren der grünen Form mit ihren Chlorellen infizieren. Das gleiche gelang Doflein mit Amoeba vespertilio, die mit Zoochlorellen aus Frontonia, Awerinzew mit Dileptus anser, der mit solchen aus Stentor viridis infiziert wurde; Le Dantec infizierte Paramäcien.

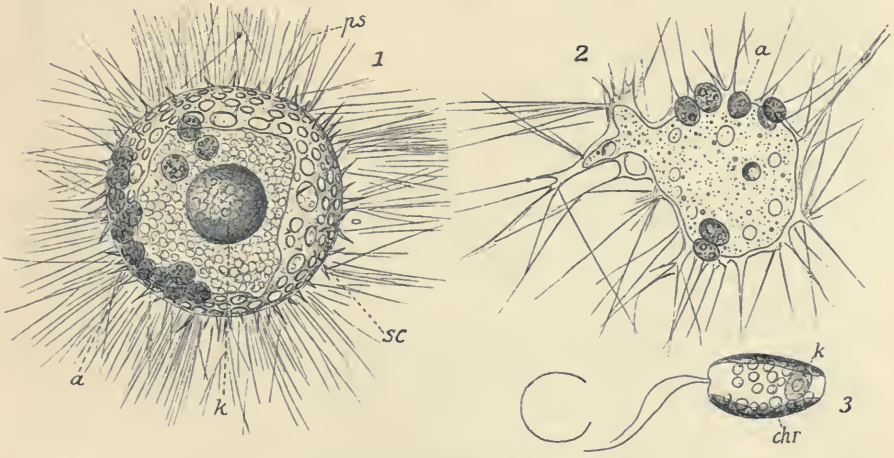



Fig. 98. Radiolarien und Zooxanthellen. 1 Acrosphaera spinosa. 2 Einzelindividuum des koloniebildenden Radiolars Collozoum inerme. 3 Ausgeschlüpfte Zooxanthelle. *a* Zooxanthellen. *ps* Pseudopodien. *k* Kern. *sc* Skelett. *chr* Chromatophoren. (Nach Brandt aus Oltmanns.)

Bei den Radiolarien, welche man fast stets mit „gelben Zellen" infiziert findet, müssen sich wohl die jungen Individuen immer neu infizieren, da bei der Schwärmerbildung die Zooxanthellen den Wirtsorganismus verlassen und selbst geißeltragend ausschwärmen. Die Infektion geschieht jedenfalls erst, wenn das junge Individuum eine gewisse Größe erreicht hat; die Gelegenheit dazu ist für viele Arten wohl leicht gegeben, da Zooxanthellen im Plankton frei massenhaft vorkommen.

Hält man Exemplare solcher Protozoen im Dunkeln, so werden sie zum Teil nach einiger Zeit farblos. Das berichtet Famintzin

für Stentor und Paramaecium bursaria, Gruber für Amoeba viridis, v. Graff für Vorticella viridis.

Die physiologische Bedeutung des Algenvorkommens in den Protozoenzellen scheint nach den Ergebnissen der verschiedenen Autoren folgende zu sein: Offenbar handelt es sich um eine eigenartige Form des Parasitismus, indem gewisse Algenarten, welche bei Vorhandensein von organischen Substanzen besonders gut gedeihen (vgl. oben S. 82), sich im Körper der Protozoen angesiedelt haben. Die Schädigung, welche sie dem Körper derselben zufügen, ist keine sehr bedeutende, im Gegenteil, es können die Wirte sogar einen gewissen Vorteil von ihnen ziehen. Die Algen speichern in der Regel keine Reservestoffe in Form von Stärke in größerer Menge auf, sondern geben die Kohlehydrate offenbar in gelöster Form an den Wirt ab. Denn wenn man die Tiere in anorganischer Nährsalzlösung im starken Lichte hält, so speichern die Algen unter diesen sehr günstigen Ernährungsbedingungen Stärke auf.

Ferner ist nachgewiesen, daß die Wirte stets einen Teil ihrer Algen aufzehren. Wir haben also einen ähnlichen Vorgang vor uns wie bei Abwehraktionen der Tierkörper gegen echte Parasiten. Indem im Licht stets eine reichliche Vermehrung der Algen stattfindet, werden die von der Wirtszelle aufgelösten immer wieder ersetzt; der Wirt, der keine wesentliche Schädigung von seinem Gast erfährt, erhält auf diese Weise einen erheblichen Zuschuß in seiner Ernährung. In keinem Fall ist allerdings nachgewiesen, daß das Protozoon dauernd auf Nahrung anderer Art verzichten kann. Doch können Kulturen längere Zeit bei fast völligem Mangel an fester Nahrung gehalten werden, wenn sie dem Licht ausgesetzt sind. Werden sie jedoch unter solchen Verhältnissen längere Zeit im Dunkeln gehalten, so verhungern sie, wobei in manchen Fällen ein Abblassen und Aufzehren der Algen erfolgt, in anderen nicht (vgl. hierzu oben S. 83).

Ob der Kohlensäureverbrauch und die Sauerstoffproduktion beim Stoffwechsel der Algen eine Bedeutung für ihre Wirte besitzt, ist nicht genauer untersucht, aber nach den Erfahrungen an Metazoen wahrscheinlich.

Wir haben jedenfalls in dieser Form des Parasitismus eine echte Symbiose zu erblicken, ein Gegenseitigkeitsverhältnis, welches bei manchen Formen mehr, bei manchen weniger gefestigt ist. Eine je längere Geschichte die Algensymbiose bei einer Art besitzt, um so inniger erscheinen Wirt und Gast miteinander verknüpft, bis schließlich Formen entstehen, welche unabhängig nicht zu existieren vermögen und in freier Natur nie anders gefunden werden als miteinander vergesellschaftet.

## 2. Die Ernährung der heterotrophen Protozoen.

### a) Die Ernährung der plasmophagen Protozoen (holozoische Ernährung).

Den größten Gegensatz zur holophytischen Ernährung bildet die holozoische Ernährung, die für die Mehrzahl der Tiere charakteristische Form der Nahrungsversorgung. Sie ist dadurch ausgezeichnet, daß ganze Organismen oder Teile von solchen (geformte Nahrung) in das Innere des Körpers aufgenommen und dort einer Auflösung und chemischen Umsetzung unterworfen werden, wobei organische Verbindungen entstehen, welche die Rolle der bei der holophytischen

Ernährung synthetisch gebildeten Substanzen übernehmen. Der Ernährungsvorgang läuft in drei Phasen ab: der Nahrungsaufnahme, der Verdauung und der Entleerung der unbrauchbaren Nahrungsreste.

Als holozoisch bezeichnen wir also die Ernährung bei Raubtieren, Pflanzen-, Bakterien- und Aasfressern; zu letzteren rechnen wir alle Formen, welche geformten organischen Detritus fressen.

### α) Die Nahrungsaufnahme bei den plasmophagen Protozoen.

Die Nahrungsaufnahme verläuft verschieden, je nach der Oberflächenbeschaffenheit der einzelnen Protozoenformen. Die wichtigsten Typen haben wir früher in dem Abschnitt über die Ernährungsorganellen (S. 63 ff.) kennen gelernt. Morphologisch stellte sich ein Gegensatz heraus zwischen den Formen mit weicher Plasmaoberfläche und amöboider Beweglichkeit, welche an beliebigen Stellen der Oberfläche Gegenstände mit den Pseudopodien umfließen können, und den Formen, deren Oberfläche durch resistente Substanzen gebildet wird, und welche daher nur an einer oder einigen Mundstellen Nahrung aufzunehmen vermögen.

Diese morphologische Verschiedenheit entspricht aber nur insofern einer physiologischen Verschiedenheit, als in beiden Fällen verschiedene Bewegungstätigkeiten zur Aufnahme der Nahrung führen. Im ersten Fall erfolgen an beliebigen Stellen der nackten protoplasmatischen Oberfäche diejenigen Reaktionen, welche im zweiten Fall auf eine Stelle lokalisiert erscheinen. Diese Stelle ist dadurch gekennzeichnet, daß an ihr das Protoplasma ebenfalls nackt erhalten ist. Die Komplikationen der Nahrungsaufnahme ergeben sich nur durch die Tatsache, daß die lokalisierte Mundstelle zum Schutz ihrer zarten Oberfläche verschieden tief in das Innere des Protoplasmas eingesenkt ist, und daß die zur Herbeischaffung der Nahrungspartikel dienenden Bewegungsorganellen in verschiedener Weise in der Umgebung der Mundstelle angebracht sind.

Im allgemeinen wird angegeben, daß die Protozoen keine Auswahl zwischen den in ihrer Umgebung befindlichen Partikeln treffen, sondern wahllos organische und anorganische Teilchen aufnehmen.

Dazu ist zunächst zu bemerken, daß eine gewisse Auswahl durch die Morphologie der Tiere bedingt ist, indem z. B. Protozoen mit kleinen Mundöffnungen nur kleine Partikel aufzunehmen vermögen. Bei den Rhizopoden findet man jedoch vielfach, daß relativ sehr große Objekte aufgenommen werden, oft sogar Objekte, welche viel größer sind als das Protoplasma selbst. So kann man beobachten, daß Amöben, Vampyrellen etc. ganze Nematoden, Algen u. a. aufnehmen, so daß ihr Körper vollkommen deformiert wird, ihr Plasma oft nur mehr als ganz dünnes Häutchen das Opfer überzieht.

Speziell von den detritusfressenden Protozoen werden jedoch nutzbare und unnütze Partikel in den Plasmaleib aufgenommen, ähnlich wie schlammfressende Metazoen die Schlammassen wahllos verschlingen. Aber auch bei solchen Protozoen reagiert das Plasma des Tieres in verschiedener Weise auf die aufgenommenen Körper, je nach ihrer Natur, indem die brauchbaren, d. h. organischen Substanzen von einer Nahrungsvakuole umschlossen, während anorganische Substanzen ohne solche im Plasma liegen und bald wieder ausgestoßen werden.

Bei der Mehrzahl der Formen muß aber schon von vornherein durch die chemische Beschaffenheit der Partikel, welche mit dem Plasma in Berührung kommen, ein Reiz ausgeübt werden, welcher je nach seiner Qualität zu einer besonderen Reaktion des Plasmas und dadurch zur Aufnahme oder Nichtaufnahme ins Plasma führt.

Fig. 99. Pelomyxa palustris Greeff, mittelgroßes Exemplar. *N* Kerne. *St* Steinchen, im Plasma eingeschlossen. (Orig.)

So finden wir denn manche Protozoen, welche mitten zwischen allerhand Detritus leben, dennoch nur mit den Exemplaren von einer oder wenigen Arten von Organismen angefüllt, die sie gefressen haben. Manche Protozoen, z. B. Vampyrellen, Amöben, Infusorien nähren sich zeitweilig nur von einer Tier- oder Pflanzenart. Man kann sie auch in Kulturen an eine bestimmte Nahrung gewöhnen. Besonders unter den Kommensalen und Ektoparasiten finden wir Formen, welche an eine ganz bestimmte Sorte geformter Nahrung angepaßt erscheinen. Aus Experimenten von Schaeffer und Metalnikow geht hervor, daß Infusorien tatsächlich ein gewisses Wahlvermögen für bestimmte Nahrungsstoffe haben. Verdauliche Substanzen üben einen größeren Reiz auf das Protoplasma aus, als unverdauliche, was sich bei der Aufnahme, der Bildung der Vakuolen, deren Umlaufszeit usw. bemerkbar macht. Unverdauliche Stoffe, welche zunächst aufgenommen wurden, werden nach diesen Autoren von Infusorien nach einiger Zeit verschmäht.

Das wird uns verständlich, wenn wir den Vorgang der Nahrungsaufnahme etwas genauer untersuchen.

### 1) Nahrungsaufnahme bei amöboiden Protozoen.

Bei Formen mit feinen verzweigten Pseudopodien kann man beobachten, wie kleine tierische Organismen gefangen werden. Infusorien, Rotatorien, kleine Crustaceen etc. geraten in Berührung mit den Pseudopodien eines Rhizopoden. An diesen bleiben sie hängen, wobei offenbar die schleimige, klebrige Oberfläche des Pseudopodiums zur Wirkung kommt. In vielen Fällen wird das bewegliche Opfer zunächst durch eine Giftwirkung der Pseudopodien getötet (beobachtet schon durch Ehrenberg bei Actinophrys sol, durch Max Schultze bei Allogromia und Polystomella, dann von vielen späteren Beobachtern bestätigt für Actinosphaerium, für Acineten etc., zuletzt noch von Winter für Peneroplis). Dann wird das Tierchen vom Protoplasma umflossen und in den Körper eingezogen. Nicht selten findet Verdauung schon im Pseudopodium statt, so daß die Nahrung im eigentlichen Plasmaleib in gelöstem Zustand ankommt (Fig. 101). Ist dies nicht der Fall, so wird im Körper eine Nahrungsvakuole um das Objekt gebildet.

Bei den meisten Protozoen, welche geformte Nahrung zu sich nehmen, entsteht jedoch sofort eine Nahrungsvakuole, welche das Objekt einschließt. So bei den Amöben, deren Pseudopodien, wenn sie durch die chemische Beschaffenheit des Objekts einen Reiz erfahren

Fig. 100.

Fig. 100. Camptonema nutans, Individuum, dessen Pseudopodien zum Fang einer Alge unter dem Einfluß des Reizes sich zusammengeneigt haben. (Nach Schaudinn aus Lang.)

Fig. 101. Allogromia ovoidea Rh. umschließt mit ihren Rhizopodien eine Diatomee, deren Verdauung außerhalb der Schale stattfindet. (Nach Max Schultze aus Lang.)

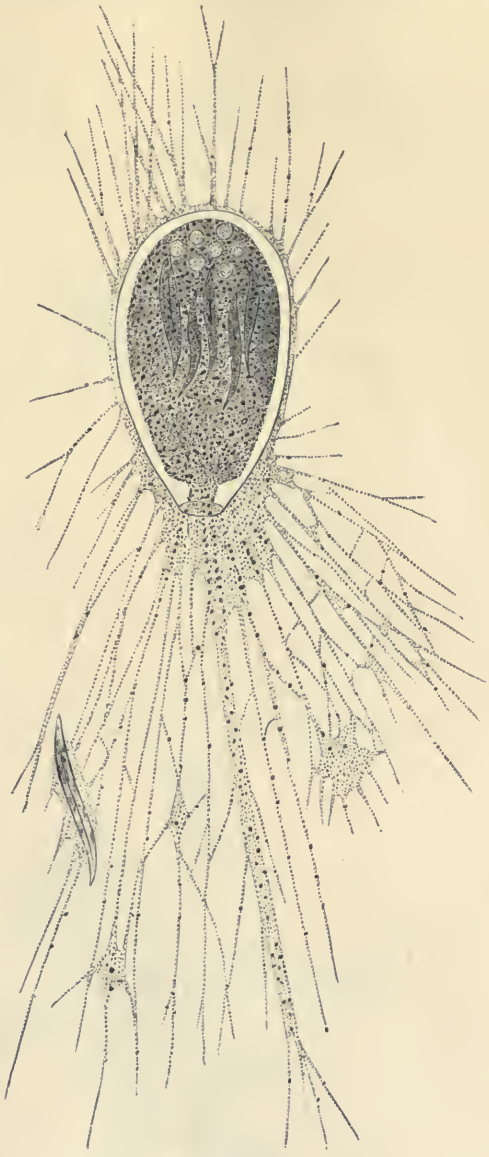


Fig. 101.

haben, lebhafter herbeiströmen und das Objekt umfließen. Oft wird bei diesem Umfließungsvorgang ein Tropfen der umgebenden Flüssigkeit miteingeschlossen, und es entsteht so eine Nahrungsvakuole (Fig. 103). Die Menge der gleichzeitig miteingeschlossenen Flüssigkeit hängt von der Schwierigkeit des Umfließungsvorganges ab; lebende, sich sträubende Objekte veranlassen oft die Bildung einer sehr großen Vakuole. In anderen Fällen, besonders bei der Umfließung größerer, ruhender Objekte, erscheint eine solche erst nachträglich, wenn bei der Auflösung des eingeschlossenen Objekts sich ein Flüssigkeitstropfen unter Sekretionsvorgängen aus dem Protoplasma bildet. Die Wand der Nahrungsvakuole ist zuerst von dem noch deutlich erkennbaren

dichten Ektoplasma gebildet, welches allmählich sich in Entoplasma verflüssigt.

Sehr bemerkenswert ist die Art und Weise, wie lange, fadenförmige Gebilde, z. B. Algenfäden, Pilzfäden, Würmer etc., von amöboiden Organismen aufgenommen werden.

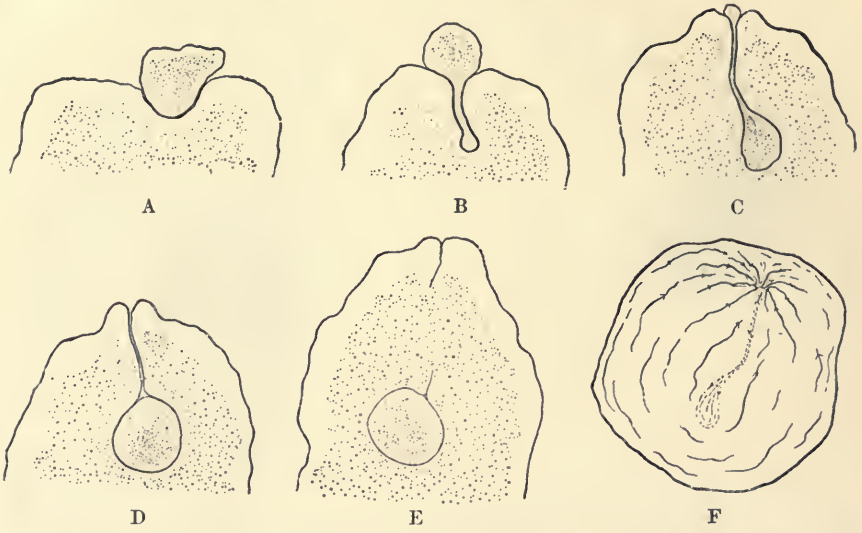



Fig. 102. Schematische Darstellung der Nahrungsaufnahme durch Invagination bei Amoeba terricola. A—E Aufeinanderfolgende Stadien des Vorganges. F Bewegungsrichtung der einzelnen Partien der Oberfläche der Pellicula, während des Vorgangs. (Nach Grosse-Allermann.)

Man kann diesen Vorgang an Amöben, Heliozoen, aber auch an gehäusetragenden Rhizopoden (z. B. Arcella) in allen seinen Stadien verfolgen. Die Amöbe (z. B. Amoeba verrucosa nach Rhumbler, vgl. Fig. 104) legt sich mit ihrem in die Länge gestreckten Körper dem Algenfaden an und umhüllt ihn mit einer Ektoplasmafurche, welche allmählich zu einer Röhre wird (in anderen Fällen kriecht sie vom einen Ende her allmählich über den Faden). Indem das Ekto-

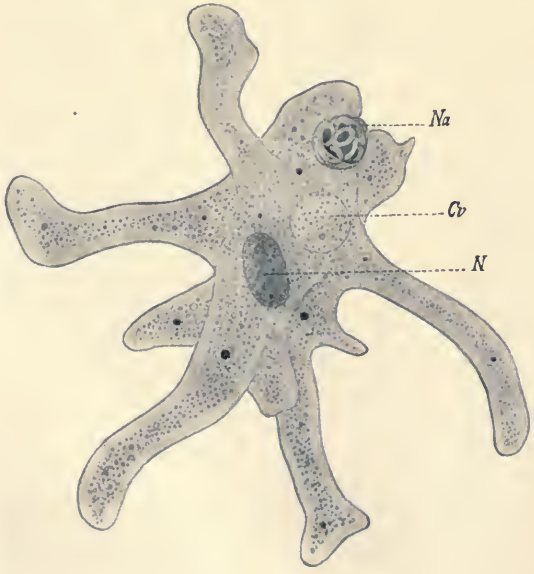



Fig. 103. Amoeba proteus, einen Nahrungskörper (*Na*), einen Haufen kleiner Algen umschließend. *Cv* kontraktile Vakuole. *N* Kern. (Orig. nach dem Leben.)

plasma sich in Entoplasma umwandelt, ist ein Teil des Fadens ins Zellinnere aufgenommen, und allmählich wird der Rest nachgezogen, indem immer wieder ein Pseudopodium an dem Faden entlang vorgestreckt, dann eingeknickt (Fig. 104 B) und mit dem Hauptteil des Körpers verschmolzen wird.

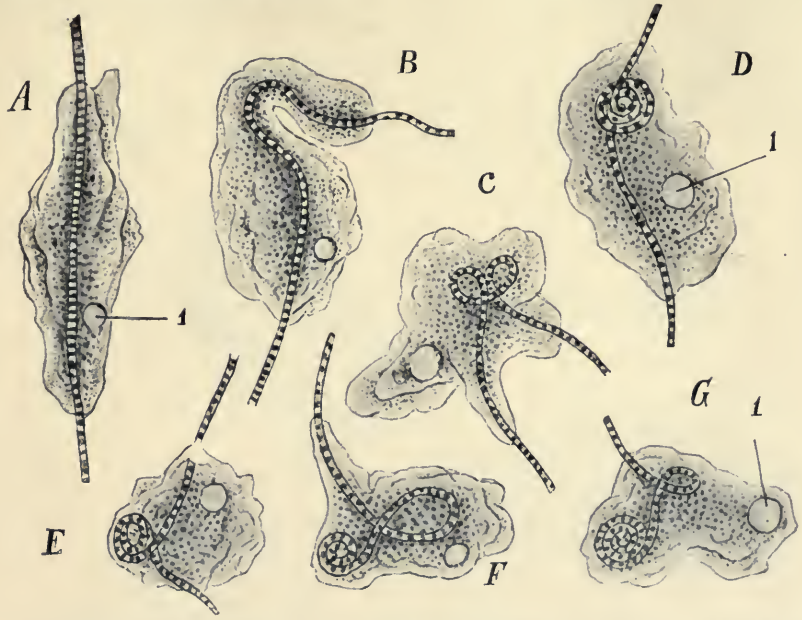



Fig. 104. Aufnahme eines Oscillariafadens durch Amoeba verrucosa (A—G aufeinanderfolgende Stadien des Vorganges). *1* kontraktile Vakuole. (Aus Lang nach Rhumbler.)

In anderen Fällen kann man beobachten, daß Amöben nur einen Teil eines Algenfadens umfließen und ein Stück aus dessen Mitte heraus verdauen (Fig. 105).

Wir unterscheiden demnach im Anschluß an Rhumbler folgende Methoden der Nahrungsaufnahme bei amöboiden Organismen:

1) Nahrungsaufnahme durch Umfließung (Zirkumfluenz), der Nahrungskörper wird von dem sich dicht anschmiegenden Plasma überflossen (Fig. 101);

2) durch Import, d. h. der Nahrungskörper, der mit der Oberfläche der Amöbe in Kontakt gebracht ist, rückt, ohne daß aktive Bewegungen der Amöbe hierzu notwendig sind, in deren Körper hinein (Fig. 104 F, G);

3) durch Zirkumvallation, der Nahrungskörper wird „eingefangen", d. h. die Pseudopodien bilden, ohne ihn zu berühren, zu-

Fig. 105. Amoeba Dofleini, welche ein Stück aus der Mitte eines Algenfadens verdaut hat. (Nach Neresheimer.)

nächst einen Wall um ihn (Fig. 103); die Beute wird förmlich „eingekerkert“;

4) durch Invagination, der Nahrungskörper klebt an der Oberfläche des Rhizopoden fest, wird nebst einem ihn umhüllenden Schlauch aus Ektoplasma in das Innere des Entoplasmas gezogen, worauf die ektoplasmatische Hülle allmählich aufgelöst wird (Fig. 102).

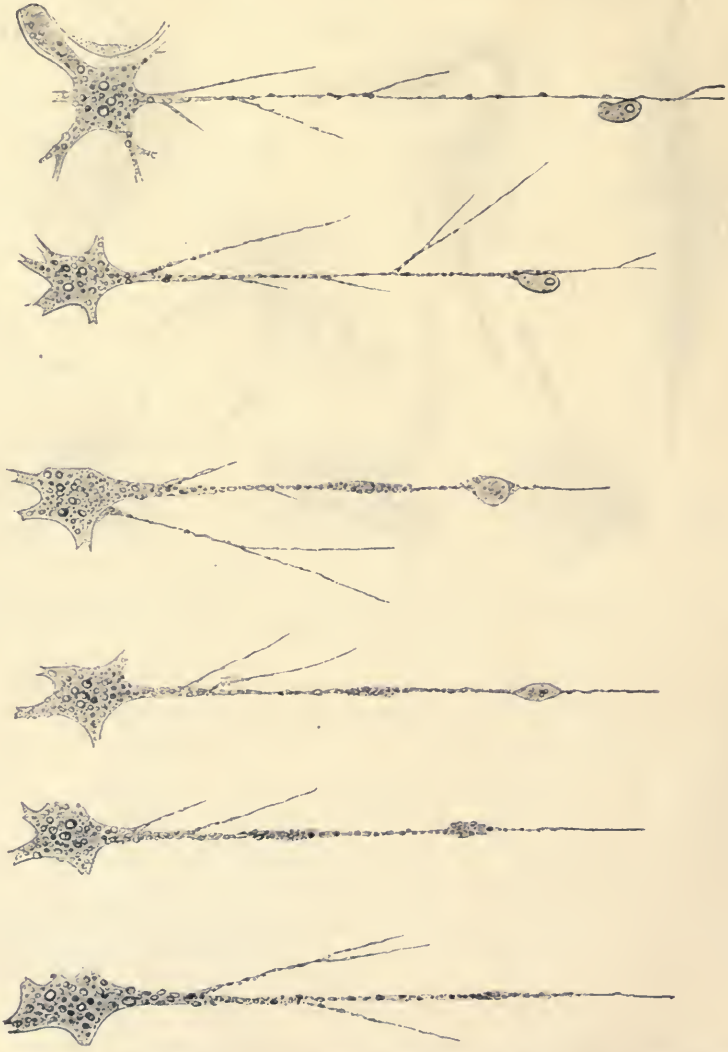


Fig. 106. In den aufeinanderfolgenden Stadien ist von oben nach unten dargestellt, wie ein Infusor von einem Pseudopodium von Lieberkühnia Wagneri gefangen und an Ort und Stelle verdaut wird. (Nach Verworn.)

Alle diese so kompliziert erscheinenden Vorgänge lassen sich nach den Untersuchungen Rhumblers durch physikalische Gesetze, besonders diejenigen der Oberflächenspannung erklären. Ja sie lassen sich am unbelebten Modell nachahmen (vgl. S. 96).

2) Nahrungsaufnahme bei Protozoen mit lokalisierten Mundöffnungen.

Läßt die feste Oberflächenbedeckung bei einem Protozoon nur eine oder wenige Mundstellen für die Nahrungsaufnahme frei, so muß die Nahrung in bestimmter Weise zu diesen Mundstellen hingelangen. Wie wir früher bei Betrachtung der Organellen sahen, verhalten sich manche von diesen Protozoen ähnlich wie die amöboiden Formen, indem sie ihren Körper oder Teile desselben zu dem Nahrungsobjekt hinbewegen und dasselbe mit der Mundöffnung packen (vgl. Coleps hirtus, Fig. 107). Bei den Ciliaten, welche sich in dieser

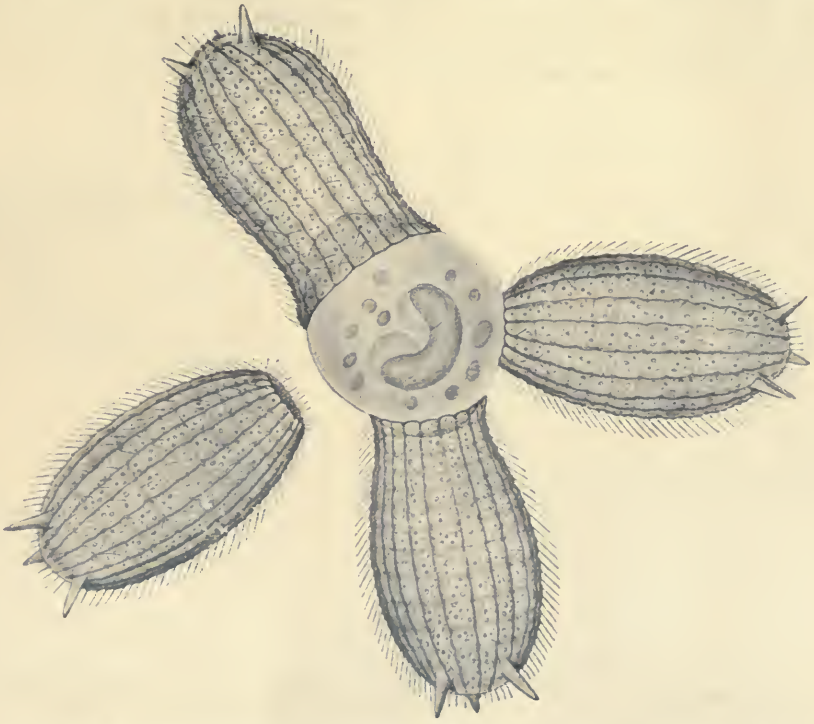


Fig. 107. 4 Exemplare von Coleps hirtus bemühen sich, mit weit geöffneten Mundöffnungen ein Objekt zu erfassen. (Nach Verworn.)

Weise der Beute bemächtigen, erkennt man eine Mitwirkung des Plasmas am Grunde der Mundöffnung, indem dasselbe sich in Form einer Grube vertieft und den Nahrungskörper gleichsam einsaugt. Bisweilen kann auch das Plasma am Grunde des Schlundes vorgestoßen werden und beim Ergreifen der Beute Dienste leisten. Das ist auch bei jenen Ciliaten der Fall, welche sogenannte Reusenapparate besitzen, d. h. stäbchenförmige Bildungen, die den Schlund umgeben und so eine Art von Gitterröhre um ihn bilden (vgl. Fig. 66, S. 54). Nicht nur Plasmafortsätze in so bewehrten Schlünden, sondern die ganzen Reusenapparate können vorstoßbar sein und werden über der Beute zusammengeschlossen. Die Stäbchen, die meist nach vorn zusammenneigen, erfassen die Beute, welche durch peristaltisch von vorn

nach hinten fortschreitende Kontraktion des Plasmas in das Entoplasma des Körpers gedrängt wird. (Abbildungen von solchen Schlundbewaffnungen siehe Fig. 66, S. 54, und Fig. 74, S. 64.) Diesen „Packern“ oder „Schlingern“ stehen die „Strudler“ gegenüber, welche mit Hilfe ihrer Bewegungsorganellen oder eigens dazu dienender Organellen das Objekt zur Mundöffnung hinbewegen (vgl. S. 93).

Wie die Beobachtung lehrt, vermögen solche Formen, also Flagellaten und Ciliaten, durch ihre strudelnden Bewegungen die kleinen Partikel in einem weiten Umkreis in wirbelnde Bewegung zu versetzen, wie Fig. 108 veranschaulicht.

Auch bei solchen Formen erfolgt die Aufnahme der Nahrung in das Plasma unter Bildung einer Nahrungsvakuole. Die Einzelheiten des Vorganges sind am genauesten bei Carchesium durch Miss Greenwood und bei Paramaecium durch Nirenstein studiert worden.

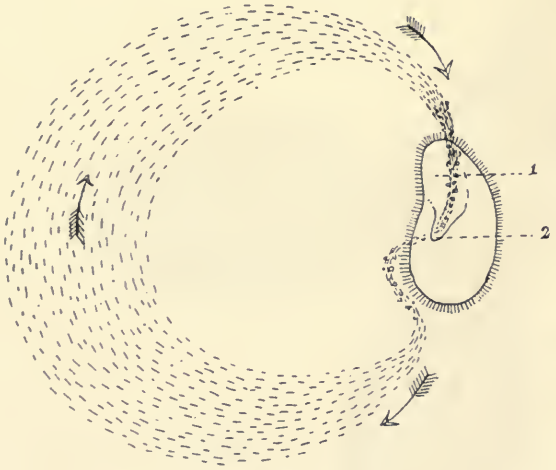



Fig. 108.

Fig. 109.

Fig. 108. Ein Individuum von Paramaecium putrinum, welches Tuschepartikel in strudelnde Bewegung versetzt. Die Pfeile bezeichnen die Richtung des Strudels. (Aus Lang nach Maupas.)

Fig. 109. Cytopharynx eines Carchesium, welches Tuschepartikel einstrudelt. Moment kurz vor der Ablösung der Nahrungsvakuole. (Nach Greenwood aus Gurwitsch.)

Das Plasma, welches bei solchen Infusorien am Grunde des Schlundes nackt zutage tritt, wird wohl unter dem Einfluß des Reizes, den die gegen seine Oberfläche gestrudelten Partikelchen ausüben, halbkugelig ausgehöhlt. Allmählich bildet sich ein Tropfen, welcher in das Entoplasma hineinragt, umgeben von einer dem Ektoplasma entsprechenden verdichteten Schicht, der Vakuolenhaut. Danach löst sich die Vakuole vom Schlund ab, indem sie sich in die Länge streckt und in eine Spitze auszieht. Offenbar steht sie unter dem Einfluß einer Zugwirkung, welche von dem umgebenden Entoplasma ausgeübt wird. Schließlich reißt sie vom Schlund ab, die Vakuolenhaut schließt sich rings um sie herum, und sie wird in den Strom

des rotierenden Plasmas mitgerissen, wo sie allmählich kugelige Form annimmt.

Handelt es sich um kleine Objekte (kleine Flagellaten, Bakterien etc.), welche im umgebenden Medium in geringer Menge vorhanden waren, so wird die Vakuole in dieser Weise gebildet und stets eine gewisse Quantität des umgebenden Wassers mitaufgenommen. Je mehr Nahrungsobjekte aufgenommen werden, um so kleiner ist die gleichzeitig entstehende Flüssigkeitsvakuole; bei Aufnahme von großen Objekten (Infusorien, größeren Flagellaten, kleineren Metazoen etc.) wird aber (z. B. bei Stentor) kein oder wenig Wasser mitaufgenommen. Das ist auch in der Regel der Fall bei den oben unterschiedenen „Packern“ oder „Schlingern“.

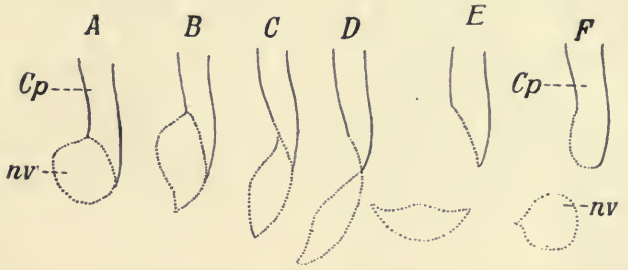



Fig. 110. Bildung und Ablösung der Nahrungsvakuole bei Paramaecium caudatum. (Nach Nirenstein.) Zu beachten deren Spindelform trotz des flüssigen Zustandes des umgebenden Mediums. *Cp* Cytopharynx. *nv* Nahrungsvakuole.

Bei solchen Formen, welche lebende Objekte aufnehmen, findet nach Bildung der Vakuole erst die Abtötung des Opfers statt. Man kann leicht bei Stentoren, Amöben etc. beobachten, daß aufgenommene Tiere oder Bakterien noch längere Zeit im Innern der Vakuolen leben und sich lebhaft bewegen.

Die Abtötung erfolgt unter Ausscheidung einer giftigen Substanz und einer schleimigen Masse, welche die Objekte überzieht. Wir sehen also diejenigen Vorgänge, die bei Rhizopoden vielfach außerhalb des Körpers vor sich gehen (S. 88), in diesen Fällen in die Nahrungsvakuole und damit in das Innere des Protozoenkörpers verlegt.

Näheres über die Ausscheidungen innerhalb der Vakuole folgt im nächsten Abschnitt (S. 108).

### 3) Nahrungsaufnahme durch Saugröhren.

Die bei den Suctorien oder Sauginfusorien vorkommende Methode der Nahrungsaufnahme durch Saugröhrchen stellt einen Fall dar, bei welchem durch ausgeschiedenes Gift die bewegliche Beute zuerst gelähmt wird, um sodann mit Hilfe der hohlen

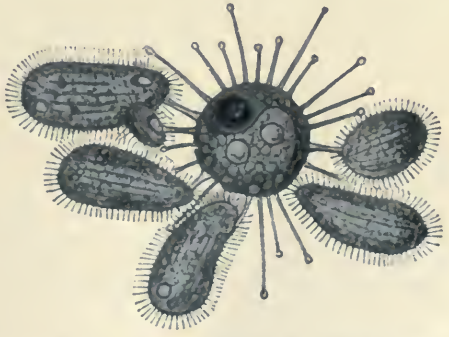


Fig. 111. Sphaerophrya magna, welche 5 Exemplare von Colpoda parvifrons und ein Cyclidium ergriffen hat und aussaugt. (Nach Maupas.)

Röhrchen ausgesaugt zu werden (Fig. 111). Man kann die Körpersubstanz des Opfers durch das Lumen der Röhrchen bis in das Innere des Plasmas des Räubers wandern sehen. Das Opfer, meist ein gefangenes Infusor, kollabiert allmählich, nur die festen Bestandteile bleiben übrig, alles Flüssige wird aufgesaugt. Der ganze interessante Vorgang bedarf noch sehr der genauen Durchforschung.

Aus der Gesamtheit der in der Literatur vorliegenden Angaben und eigenen Beobachtungen scheint mir hervorzugehen, daß über die Aufnahme eines geformten Körpers in das Protoplasma der chemische und mechanische Reiz entscheidet, welchen dieser Körper auf das Plasma ausübt. Gewisse anorganische und organische Substanzen (Quarzstückchen, Kieselpanzer, Ruß, Karmin etc.) scheinen für das Plasma jedoch chemisch vollkommen indifferent zu sein und werden oft in großen Mengen in diesem gespeichert, wenn sie in der Umgebung des Tieres im Ueberfluß vorhanden sind. So erklären sich die Beobachtungen mancher Autoren, nach denen z. B. Amöben sich so voll Karmin pfropfen, daß sie verhungern, weil sie keine andere Nahrung mehr aufzunehmen vermögen. Man hat aus solchen Beobachtungen geschlossen, daß es

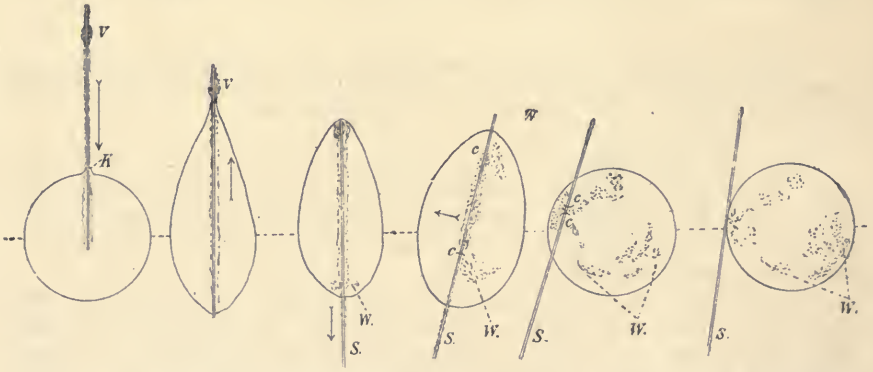



Fig. 112. Ein überschellackter Glasfaden wird von einem Chloroformtropfen aufgenommen und dann, nachdem er seiner Schellackrinde entkleidet ist, wieder ausgestoßen. *V* eine zufällige Verdickung der Schellackrinde. *S* überschellacktes Stück des Glasfadens, das schon während der Aufnahme des Fadenstückes *V* aus dem Chloroformtropfen herausgedrängt wurde. *W* Wolken gelösten Schellacks im Chloroformtropfen. (Nach Rhumbler.)

keinen „Sättigungszustand" bei den Protozoen gäbe. Gegen eine solche Annahme spricht jedoch die Tatsache, daß manche Protozoen nach Aufnahme einer gewissen Quantität von Nahrung eine sog. Verdauungscyste bilden, aus welcher sie wieder — zu neuer Nahrungsaufnahme bereit — hervorkriechen, sobald sie fertig verdaut haben. Auch sinkt bei Amöben z. B. nach der Nahrungsaufnahme die Reizbarkeit des Ektoplasmas herab, so daß die Reaktionen des Tieres stark verändert werden. Die Sättigung führt also eine Aenderung der Oberflächenspannung herbei.

Neuere Untersucher haben sich auch vielfach mit der Frage beschäftigt, welche mechanischen Gesetze die Aufnahme eines Gegenstandes in das Körperplasma eines Protozoons herbeiführen. Das Resultat dieser Forschungen können wir etwa so zusammenfassen:

Aehnlich wie wir es unten bei den Bewegungserscheinungen kennen lernen werden, ist durch Nachahmung in Modellen gezeigt worden, daß die Erscheinungen der Stoffaufnahme — so kompliziert und eigenartig sie auch auftreten — nichts spezifisch Vitales sein müssen.

Das Aufnehmen von Fremdkörpern erfolgt auch in leblosen Flüssigkeitstropfen und Schäumen unter bestimmten Voraussetzungen, welche mit der chemischen Beschaffenheit und den Oberflächenverhältnissen der beteiligten Substanzen zusammenhängen. So erfolgt z. B. aktive Aufnahme eines mit Schellack überzogenen Glasstäbchens in einen Chloroformtropfen (vgl. Fig. 112 nach Rhumbler); sobald aber — da Schellack in Chloroform löslich ist — die Oberflächenverhältnisse sich wieder geändert haben, erfolgt Ausstoßung des Glasfadens aus dem Chloroformtropfen.

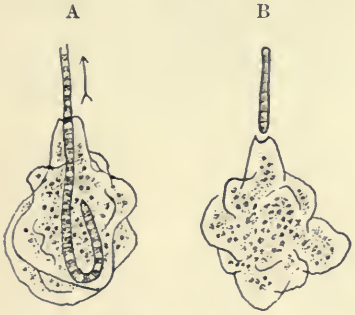



Fig. 113 A und B.

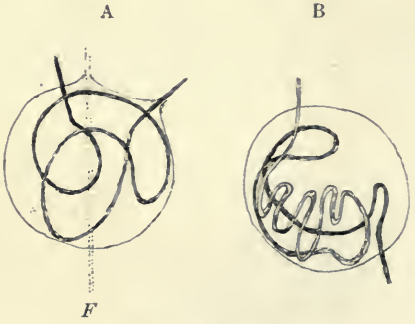



Fig. 114 A und B.

Fig. 113 A und B. Amoeba verrucosa, einen erst kurz vorher aufgegriffenen, unverdauten Algenfaden wieder ausstoßend, ohne daß sie bei der Ausstoßung irgendwie entsprechende Gestaltsveränderungen vornimmt. Die Ausstoßung geschieht rasch. B 5 Minuten später als A. (Nach Rhumbler.)

Fig. 114 A und B. Nachahmung der Aufnahme eines Oscillariafadens durch eine Amöbe. Die punktierte Linie bei *F* in Fig. A bezeichnet einen geraden Schellackfaden, welcher auf den im Wasser liegenden Chloroformtropfen aufgelegt wird. Infolge der Benetzung wird der Faden eingezogen (A) und, während er weich wird, immer mehr eingerollt (B). (Nach Rhumbler aus Gurwitsch.)

Selbst die komplizierten Aufrollungsvorgänge beim Import eines Algenfadens in einen Amöbenkörper lassen sich künstlich nachahmen; Fig. 114 stellt wiederum nach Rhumbler die aktive Aufnahme eines Schellackfadens durch einen im Wasser liegenden Chloroformtropfen dar. Auch in diesem Fall wird die erhebliche Kraft, welche zur Aufnahme des Objektes führt, durch die Oberflächenspannung geleistet, wobei analog der beginnenden Verdauung des Algenfadens der Schellackfaden durch die lösende Wirkung des Chloroforms allmählich weich wird.

Aus diesen Beispielen ersehen wir, daß ein Körper von einem unbelebten Flüssigkeitstropfen umflossen resp. „verschluckt“ wird, wenn zwischen diesem und ihm die notwendigen physikalischen und chemischen Beziehungen bestehen. Das Modell liefert uns also eine mechanische Analogie zu dem Vorgang des Stoffimports bei den plasmophagen Protozoen. Damit ist deren Nahrungsaufnahme allerdings noch nicht erklärt, sondern nur unserem Verständnis näher gerückt. Denn bei der Nahrungsaufnahme der Protozoen sind mannig-

fache Komplikationen gegeben, indem z. B. die Masse des Protozoenkörpers nicht stofflich gleichartig ist, also in den einzelnen Regionen (Ekto- und Entoplasma) verschiedenartige Kräfte wirksam sind, indem ferner infolge des Stoffwechsels beständige Aenderungen in chemischer Beschaffenheit und im Zusammenhang damit in den Oberflächenkräften erfolgen. Außerdem wirkt im Innern des Protoplasmas der aufgenommene Gegenstand je nach seiner Beschaffenheit von neuem als Reiz, welcher „Kontraktionen" des Protoplasmas und chemische Wirkungen herbeiführen kann; diese können dem Import förderlich sein oder ihm entgegenwirken.

### β) Die Verdauung bei den Protozoen.

Die in dem Körper der Protozoen eingeschlossenen Nahrungsstoffe werden im Protoplasma von dessen Strömungen fortgeführt und allmählich verdaut. Während bei manchen Formen die Nahrungsballen, in einer bestimmten Region angelangt, zur Ruhe kommen und dort liegen bleiben, bis ihre unbrauchbaren Reste wieder hinaus-

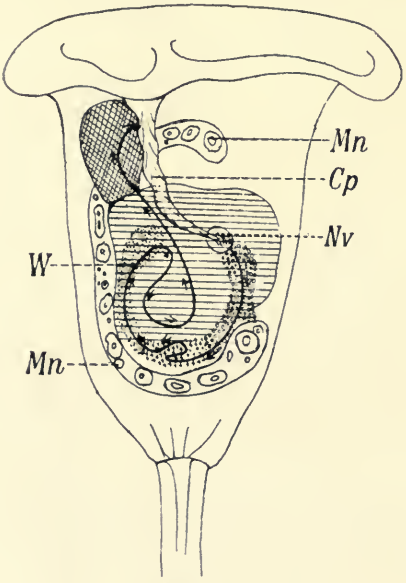



Fig. 115.

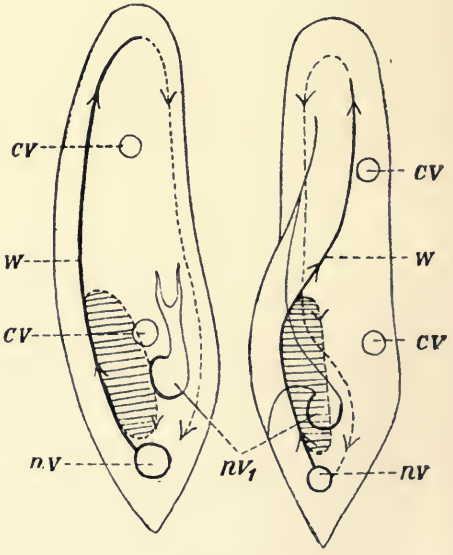



Fig. 116.

Fig. 115. Weg, welchen eine Nahrungsvakuole im Körper von Carchesium polypinum zurückzulegen pflegt (*W*). *Mn* Hauptkern. *Cp* Cytopharynx. *Nv* Nahrungsvakuole. (Nach Greenwood.)

Entoplasmaregion, in welcher die Verdauung stattfindet.
Indifferenter Teil des Weges.
Teil, in welchem die Nahrungsvakuolen ruhen und sauer reagieren.
Region, wo die neutrale Reaktion beginnt.
Defäkationszone.

Fig. 116. Paramaecium caudatum, von vorn und von der Seite gesehen, zur Darstellung der Umlaufsbahn (*W*) der Nahrungsvakuolen (*nv*). $nv_1$ neue Nahrungsvakuole in der Bildung am Grund des Cytopharynx. *cv* kontraktile Vakuole. Schraffiert die Region der „kleinen Umlaufsbahn". (Nach Nirenstein.)

befördert werden (Thalamophoren, Colpidium etc.), ist bei anderen Formen ein längeres Umherwandern zu beobachten. Der zurückgelegte Weg ist bei den amöboiden Formen vielfach ein unregelmäßiger, bei den formbeständigen Protozoen können wir jedoch häufig einen bestimmten Weg feststellen, den normalerweise der Nahrungskörper im Protozoenleib durchläuft. Dieser Weg ist auf den Figg. 115 und 116 für Carchesium nach Greenwood und für Paramaecium nach Nirenstein eingetragen. In beiden Fällen ist die Bahn dadurch ausgezeichnet, daß sie nicht einfach der Körperwandung parallell verläuft; sondern bei Carchesium kommt ein eigenartiger Umweg vor, bei Paramaecium wird häufig nur die bezeichnete „kleine Umlaufsbahn" durchmessen, in anderen Fällen, nachdem diese mehrmals durchlaufen worden ist, die „große Umlaufsbahn" eingeschlagen, worauf im hinteren Ende an der Analstelle die Ausstoßung der unbrauchbaren Reste erfolgt.

Der Umlauf erfolgt nicht kontinuierlich, sondern es ist charakteristisch, daß die Nahrungsballen in der Gegend hinter dem Kern regelmäßig eine Zeitlang zurückgehalten werden.

Während des Umlaufes erfährt nun der Nahrungskörper ganz charakteristische Veränderungen, welche sich morphologisch nachweisen lassen, und welche bei allen indifferenten, ins Plasma geratenen Körpern nicht auftreten. In den Schicksalen der Nahrungsobjekte im Protozoenkörper und in der Reaktion der Vakuolenflüssigkeit lassen sich nach den Untersuchungen von Greenwood, Greenwood und Saunders, Metalnikoff und neuerdings von Nirenstein verschiedene Perioden unterscheiden; letzterer gibt für die von ihm untersuchten Ciliaten zwei Perioden an.

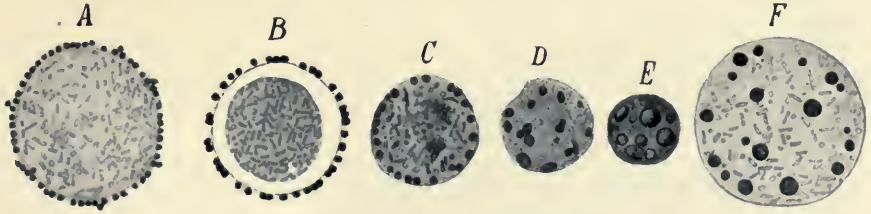



Fig. 117. Umwandlungserscheinungen an einer Nahrungsvakuole von Paramaecium caudatum bei vorausgegangener Vitalfärbung mit Neutralrot. (Nach Nirenstein.) A Neugebildete Vakuole, umgeben von (neutralrot gefärbten) Sekrettröpfchen. B—E Allmähliche Flüssigkeitsabgabe, Eindringen der Sekrettröpfchen. Saure Reaktion. F Erneute Flüssigkeitsaufnahme, alkalische Reaktion, Beginn der Verdauung.

Handelt es sich um kleine Objekte, welche von vornherein mit einer Wasservakuole umschlossen waren, so erfolgt in der ersten Periode Verkleinerung der Vakuole durch Wasserverlust, Ballung des Inhalts, Ausscheidung einer schleimigen Substanz in die Vakuole aus dem umgebenden Plasma, wobei in der Vakuole eine saure Reaktion auftritt, welche durch das nachgewiesene Auftreten (Reaktion auf Dimethylamidoazobenzol) freier Mineralsäure bedingt ist. Durch Vitalfärbung wies Nirenstein ferner nach, daß in dieser Periode aus dem umgebenden Entoplasma feine Körnchen in die Vakuole eindringen, welche sich mit Neutralrot stark färben und mit deren Eindringen auch der Inhalt der Vakuole starke Färbung annimmt. Dieser Moment ist auch der Moment der Abtötung in der

Vakuole eingeschlossener lebender Organismen. Bei anderen Formen (Colpidium, Colpoda, Glaucoma, vielen Peritrichen) jedoch wird eine Substanz in Form einer ziemlich resistenten Hülle um den Vakuoleninhalt ausgeschieden und bäckt denselben zu einem Nahrungsballen zusammen (Aggregation). Auch um größere Objekte, welche zuerst ohne Vakuole im Plasma lagen, tritt allmählich eine solche auf. Doch sind die feineren Vorgänge in solchen Fällen noch nicht hinreichend genau studiert.

In der zweiten Periode vergrößert sich die Vakuole wiederum durch Wasseraufnahme, es tritt Zerfall der Nahrungsballen in Granula, dann deren Auflösung ein. In dieser zweiten Periode reagiert ferner die Flüssigkeit in der Vakuole alkalisch. War der Inhalt durch Neutralrot gefärbt, so tritt der entsprechende Farbumschlag in Gelb ein.

In der ersten Periode geht also bei saurer Reaktion die Abtötung der gefangenen Organismen vor sich, in der zweiten Periode erfolgt bei alkalischer Reaktion die Eiweißverdauung.

Diese zunächst für die Ciliaten festgestellten Tatsachen scheinen bei den Protozoen eine weitere Verbreitung zu haben. Sehr vielfach ist eine saure Reaktion in der ersten Periode der Existenz von Nahrungsvakuolen beobachtet worden. Doch auch das nicht überall; saure Reaktion in den Vakuolen wurde von Greenwood bei Amoeba proteus und Actinosphaerium Eichhorni vollkommen vermißt, ebenso von Metschnikoff bei Noctiluca miliaris und Euplotes.

Eine Bestätigung der früheren Annahme, daß die Verdauung bei den Protozoen bei saurer Reaktion durch Vermittlung eines peptischen Ferments erfolgte, hat sich also bisher nicht finden lassen. Vielmehr ergab sich eine Bestätigung der Angaben von Greenwood und Saunders, daß die Verdauung bei alkalischer Reaktion erfolge.

Damit steht in guter Uebereinstimmung der Befund von Mouton, welchem es gelang, bei einer aus Gartenerde kultivierten Amöbenart ein bei alkalischer Reaktion wirksames, auch Gelatine verflüssigendes und koaguliertes Eiweiß angreifendes tryptisches Ferment zu isolieren, welches er als Amöbendiastase bezeichnete. Dasselbe wird durch Erwärmen auf 60° C unwirksam. Nach Glaessner läßt sich auch bei Balantidium coli ein diastatisches Ferment leicht nachweisen.

Außerdem wurden allerdings auch peptische Fermente aus Protozoen gewonnen. Krukenberg gewann ein solches aus den Plasmodien von Aethalium septicum, Hartog und Dixon aus Pelomyxa palustris, daneben letztere auch ein diastatisches. Es ist also nicht unmöglich, daß verschiedene Formen von Verdauung vorkommen.

Dagegen entbehren die bisher untersuchten Protozoen, nämlich Amöben und Paramaecium nach Mesnil und Mouton der fettzersetzenden Lipase.

Versuche über die Verdauung der wichtigsten Substanzen liegen in größerer Anzahl vor (von Meissner, Lister, Wortmann, Greenwood, Celakowski, Stolc, Nirenstein u. a.). Sie wurden in der Weise angestellt, daß gewisse fein verteilte Stoffe, wie Eiweißkörper, Kohlehydrate, Fette, organische und anorganische Stoffe verschiedener Art, an Protozoen verfüttert und die Veränderungen an ihnen studiert wurden.

Durch die verschiedenen vorliegenden Untersuchungen haben wir wenigstens einige Anhaltspunkte für die Art der Verwertung von Kohlehydraten, Fett und Eiweißstoffen im Protozoenkörper erhalten.

1) Kohlehydrate. Das Vermögen, Stärke zu lösen, ist wohl bei den Protozoen weit verbreitet. Nach den Untersuchungen von Meissner und Fabre vermögen Ciliaten, nach Wortmann, Lister und Celakowski Myxomyceten, nach Jensen Foraminiferen, nach Štolc Pelomyxa und Amoeba proteus Stärke aufzulösen. Und zwar dürfen wir wohl annehmen, daß dabei diastatische Enzyme wirksam sind. Bei Pelomyxa hat Štolc gefunden, daß die sogenannten Glanzkörper in direkter Beziehung zur Kohlehydratnahrung standen. Sie sind mit Glykogen erfüllt, welches zunimmt, wenn die Tiere mit Stärke gefüttert werden, und abnimmt, wenn sie hungern. Im ersteren Falle können sie auf das Vierfache ihres ursprünglichen Umfanges anwachsen, im letzteren Falle vollkommen leer werden. Von Flagellaten ernähren sich Protomonas amyli und Phyllomitus angustatus vorwiegend von Stärke, müssen also die nötigen Substanzen produzieren, welche zu deren Umwandlung in lösliche Zuckerarten nötig sind. Bei den Ciliaten scheint jedoch die Fähigkeit zur Verdauung und Verarbeitung von Stärke nicht sehr groß zu sein.

Nach Štolc scheint Pelomyxa, nach Schaudinn auch das Foraminifer Calcituba polymorpha Cellulose zu verdauen. Ebenso sprechen Beobachtungen z. B. Rhumblers an Amöben für deren Fähigkeit, Cellulose zu spalten.

2) Fett. Wir haben kein Beispiel einer tatsächlichen Ausnutzung von Fett durch Protozoen. Vielmehr kann man nach meinen Erfahrungen Fetttropfen tagelang als träge Massen im Plasma von Protozoen unverändert liegen sehen. Doch ist es immerhin wahrscheinlich, daß gewisse Fettarten ausgenützt werden, oder daß kleinere Quantitäten verwertet werden. Bisher ist dies jedoch in keinem Fall nachgewiesen; auch die neueren Untersuchungen von Nirenstein beweisen Fettverdauung nicht, wie aus den Experimenten von Staniewicz hervorgeht.

3) Eiweißkörper. Eiweißkörper unterliegen im Protozoenkörper einem Auflösungsvorgang, bei welchem in die Nahrungsvakuole ein Sekret abgesondert wird, welches, wie wir oben sahen, wenigstens im zweiten Abschnitt des Vorganges alkalisch reagiert und wahrscheinlich ein tryptisches Ferment enthält.

Manche Protozoen vermögen sehr intensiv und in großer Menge Körper von anderen Organismen aufzulösen und ihnen die Eiweißsubstanzen zu entziehen.

Da nur kernhaltige Stücke von Protozoen die Verdauung regelrecht durchführen, während dieselbe in kernlosen Stücken bald — offenbar wenn die vorhandenen Fermente verbraucht sind — sistiert, schließt man mit Recht, daß der Kern eine wichtige Rolle bei der Produktion der Fermente spielt.

### γ) Stofftransport und Defäkation.

Im Körper der Protozoen muß natürlich ein Transport der in den Nahrungsvakuolen gelösten Stoffe an den Ort der jeweiligen Verwendung erfolgen. In die Umgebung findet ein Vordringen wohl

durch Diffusion statt; bei dem Wandern der Vakuole findet nun Abgabe von Stoffen an verschiedenen Orten statt, und für eine ausgiebige Durchmischung der Substanzen sorgen meist mehr oder minder heftige Protoplasmaströmungen.

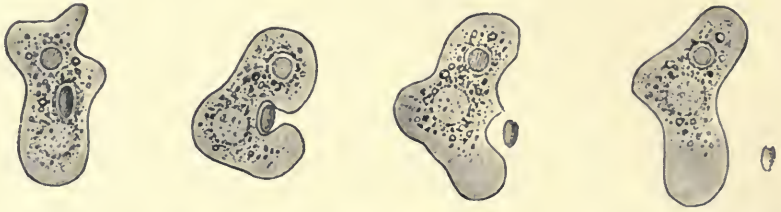


Fig. 118. Defäkation bei einer Amöbe, bei welcher der nicht verwertbare Inhalt einer Nahrungsvakuole beim Weiterkriechen, in einer der Aufnahme umgekehrt entsprechenden Weise ausgestoßen wird. (Nach Verworn.)

Die bei der Ernährung als unbrauchbar zurückgelassenen Bestandteile sowie manche der unten zu behandelnden Exkrete werden bei Rhizopoden durch einen Vorgang, der der Bildung einer Nahrungsvakuole in umgekehrtem Sinne entspricht, aus dem Plasma ausgeschieden. Bei formbeständigen Protozoen erfolgt die Defäkation, wie oben geschildert, meist an einer bestimmten Afterstelle; diese liegt nur in seltenen Fällen am Grund eines von der Körperoberfläche ausgehenden Kanals (Nyctotherus). Vielfach werden die relativ festen (durch den Schleim der Nahrungsvakuolen verklebten) Fäkalmassen unter heftigen Kontraktionserscheinungen ausgeschleudert, so bei den Infusorien Colpidium, Glaucoma, Colpoda (vgl. Fig. 119).

Fig. 119. Colpoda cucullus bei der Defäkation. (Nach Rhumbler.)

Oft sind sie zu eigenartigen Massen zusammengebacken: Sterkome der Foraminiferen.

Manche Formen entledigen sich periodisch der Fäkalmassen und sind dann von einer ganzen Wolke ausgestoßener Partikel umgeben (Peneroplis nach Winter).

### b) Die Ernährung bei Saprozoen und Parasiten.

Die Ernährung mancher Protozoen, welche in organische Verbindungen enthaltenden Flüssigkeiten saprozoisch oder in anderen Organismen parasitisch leben, unterscheidet sich nicht sehr von den in den vorstehenden Abschnitten behandelten Ernährungsarten. Es sind das Tiere, welche trotz des Nährstoffreichtums der sie umgebenden Lösung sich ausschließlich oder vorwiegend von geformten Substanzen ernähren. Wie es Chromatophoren besitzende Flagellaten gibt, welche außerdem noch geformte Nahrung aufnehmen (Peridineen, Chrysamoeba), so gibt es auch solche, welche trotz solchen Besitzes organische Verbindungen aufnehmen; und so gibt es auch zahlreiche in anderen Organismen schmarotzende Formen, welche genau wie typische plasmophage Organismen Teilchen von den Geweben des Wirtes oder Detritus aus dessen Körperhöhlen fressen.

Ganz anders muß aber die Ernährung derjenigen Formen verlaufen, welche ohne Aufnahme geformter Nahrung in Flüssigkeiten organischer Art leben und sich ausschließlich von deren Bestandteilen ernähren, d. h. vorwiegend von hoch zusammengesetzten organischen Verbindungen. Bei ihnen muß die ernährende Flüssigkeit durch Diffusion die Körperwandung durchdringen, um im Innern vom Plasma verwertet zu werden. Ich bezeichne die Ernährungsweise solcher Protozoen, welche nur flüssige Nährstoffe aus an organischen Substanzen reichen Lösungen durch Osmose in ihren Körper aufnehmen, als saprosmische Ernährung. Sie unterscheidet sich wesentlich von der Ernährung von Aasfressern, welche geformte organische Substanzen aus den toten Körpern von Pflanzen und Tieren gewinnen, und von derjenigen vieler sapropelischen Tiere, die in entsprechenden Flüssigkeiten vorkommen, sich aber von den dort lebenden Bakterien, also von geformter Nahrung ernähren. In manchen Fällen sehen wir im Körper der saprosmischen Protozoen sich festere Stoffe aus der Lösung wieder niederschlagen und in Form von Klumpen und Ballen auftreten (so das Pigment der Malariaparasiten, welches ein Umwandlungsprodukt des aus den roten Blutkörperchen aufgenommenen Hämoglobins darstellt). Die Flüssigkeit, in welcher solche Tiere leben, muß Stoffe enthalten, die etwa so vorbereitet sind, wie die Stoffe, welche bei den plasmophagen Protozoen aus der Nahrungsvakuole in das umgebende Plasma dringen. Für diese Protozoen ist also das umgebende Medium sozusagen eine große Nahrungsvakuole.

Somit werden sich diejenigen, welche in freien Flüssigkeiten leben, etwas anders verhalten, als diejenigen, welche in Geweben und Zellen leben. Wir wissen nichts über die Substanzen, welche sie ihrer Umgebung entziehen, ob sie elektive Fähigkeiten besitzen, ob sie durch Ausscheidung von Substanzen an der Präparierung der umgebenden Flüssigkeit mitwirken. Letzteres müssen wir wohl annehmen, wo wir Gewebeparasiten „lösende“ Wirkung auf die Umgebung ausüben sehen. Und es ist nach meiner Ansicht wahrscheinlich, daß die schädigende Wirkung von Parasiten vielfach auf der Wirkung solcher ausgeschiedener Substanzen beruht. Die Giftausscheidung, welche wir oben an den Pseudopodien und an den Innenflächen der kontraktilen Vakuolen kennen lernten, wird vermutlich bei solchen Formen von der ganzen Oberfläche ausgehen. Eine merkwürdige Beziehung zwischen dem Kern des Parasiten und dem der Wirtszelle ist bei Caryotropha festgestellt worden. Es scheint, daß der Parasitenkern sich hier die Stoffwechselarbeit des Wirtskerns direkt zunutze macht.

Im ganzen ist die Verdauungsphysiologie derartiger Formen noch vollkommen unbekannt. Wie wir unten sehen werden, darf man wohl vermuten, daß solche Protozoen ihre wichtigste Kraftquelle in der Zersetzung organischer Verbindungen, besonders von Zuckerarten, finden.

## III. Die Atmung bei den Protozoen.

Ueber die Atmung bei den Protozoen wissen wir sehr wenig, vor allem existieren keine exakten Versuche über dies Gebiet.

Die Erfahrungen bei der Zucht von Protozoen und die Beobachtung ihres natürlichen Vorkommens zeigen uns, daß die einzelnen Formen in verschieden hohem Grade von dem Sauerstoffgehalt der Umgebung

abhängig sind. Während manche Formen nur bei hohem Sauerstoffgehalt des Wassers gedeihen (viele Peridineen, Volvox, manche Thekamöben, Radiolarien, Foraminiferen), kommen andere in sehr sauerstoffarmen Gewässern fort; so die Bewohner fauliger Wasseransammlungen, der Jauche, des Schlammes. Und ähnlich verhalten sich zahlreiche der in anderen Organismen als Kommensalen und Parasiten vorkommenden Protozoen. Diejenigen Parasiten, welche in der Haut und im Blut leben, mögen ihren Bedarf an Sauerstoff wohl aus den sie umspülenden Flüssigkeiten in elementarer Form entnehmen. Die Zell- und Gewebeschmarotzer werden wohl in derselben Weise mit Sauerstoff versorgt werden, wie jeweils die sie umgebenden Teile ihres Wirtes.

Besondere Schwierigkeiten bietet nun dem Verständnis die Atmung aller der Formen, welche an Orten ohne jeglichen freien Sauerstoff ein anaërobiontisches (= anoxybiontisches) Leben führen, z. B. der Darmparasiten, der Gallenblasenbewohner, der sapropelischen Schlammbewohner.

Bei den gewöhnlichen, oxybiontischen Formen müssen wir uns wohl vorstellen, daß die Atmung in der Weise erfolgt, daß der Sauerstoff aus dem umgebenden Medium in gelöster Form durch die Körperhüllen hindurch zu den zu oxydierenden Substanzen dringt, und daß umgekehrt $CO_2$ auf dem gleichen Wege den Protozoenkörper verläßt. Bei den Formen mit kontraktiler Vakuole und mit aktiver Nahrungsaufnahme wird wohl durch die Nahrungsvakuolen auch Sauerstoff mit dem Wasser in den Körper gebracht, Kohlensäure dagegen mit anderen Stoffwechselprodukten bei der Funktion der kontraktilen Vakuolen ausgeschieden werden. Sicher ist, daß die oxybiontischen Protozoen erhebliche Mengen von $CO_2$ in ihre Umgebung abscheiden. Exakte Messungen über die in Betracht kommenden Quantitäten liegen nicht vor, vgl. Barrat, welcher bei Paramaecium auffallend große Zahlen für die Kohlensäureabscheidung angibt.

Ob Stoffe im Protozoenkörper vorhanden sind, welche in ähnlicher Weise wie Blutfarbstoffe höherer Tiere als Sauerstoffüberträger wirken, ist unbekannt.

Die verschiedenen Protozoenarten können bei Sauerstoffentziehung verschieden lang leben, ehe sie unter charakteristischen Erstickungserscheinungen zugrunde gehen (Löhner).

Wie wir oben sahen, kommt bei zahlreichen Protozoen Anoxybiose vor. Solche Formen, denen also kein freier Sauerstoff zur Verfügung steht, müssen die für ihre Lebensfunktionen nötige Energie durch andere Mittel erzielen. Wir haben allen Grund, wie ich schon 1901 hervorhob, anzunehmen, daß bei diesen anoxybiontischen Protozoen Stoffwechselprozesse besonderer Art vorkommen.

Die hierher gehörigen Formen sind vielfach durch Aufspeicherung von Reservesubstanzen in ihrem Protoplasma ausgezeichnet: von Glykogen, Paraglykogen etc. (s. unten). Nun wissen wir, daß Metazoen von entsprechender Lebensweise analoge Substanzen in ihrem Körper anhäufen. Die Untersuchungen von Weinland (1900) haben gezeigt, daß bei metazoischen Darmparasiten (Ascariden) die Energie durch Spaltung einer solchen Reservesubstanz gewonnen wird; in dem von ihm untersuchten Fall wird Glykogen unter Bildung von Valeriansäure und $CO_2$ gespalten. Die so gewonnene Energiemenge ist allerdings erheblich geringer als die durch die gewöhnliche Zucker-

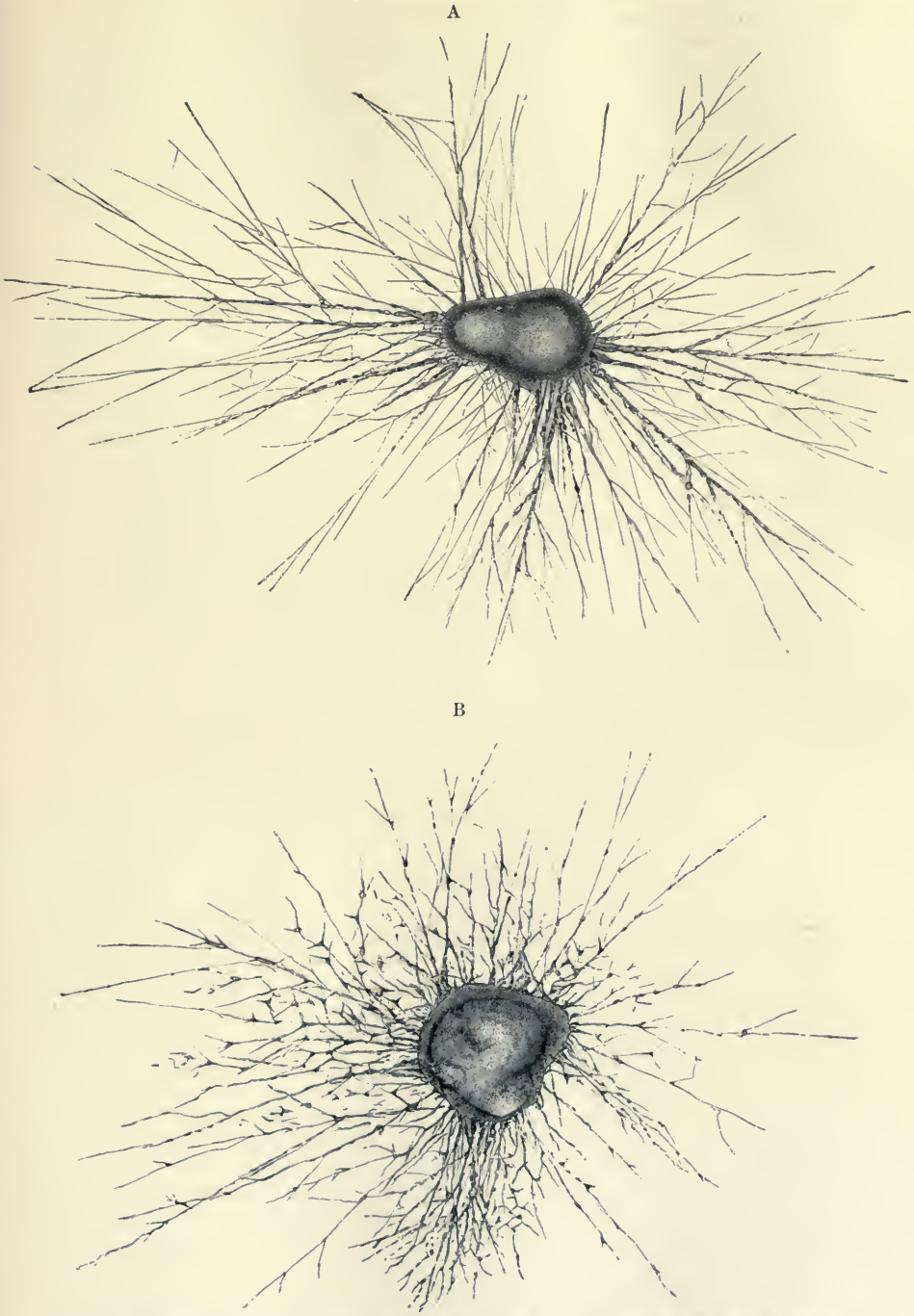



Fig. 120 A und B. Rhizoplasma Kaiseri. A Individuum in normalem Zustand mit ausgestreckten Pseudopodien und lebhafter Protoplasmaströmung. B Individuum nach O-Entziehung mit Stillstand der Protoplasmabewegung. (Nach Verworn.)

verbrennung bei Sauerstoffzutritt erzielte (Kalorienzahl nur ca. $^1/_4$). Es ist sehr wahrscheinlich, daß bei Gregarinen, manchen Infusorien etc. analoge Spaltungen, welche Weinland ganz mit Recht unter der Bezeichnung „tierische Gärung" zusammenfaßt, vorkommen. Doch liegen für Protozoen keine exakten Untersuchungen vor; die Untersuchungen von Pütter, welcher bei verschiedenen Infusorien (Paramaecium etc.) Fähigkeit zur Anoxybiose und Anhäufung von Glykogen nachgewiesen zu haben glaubt, erscheinen mir nicht einwandsfrei.

---

Bei den freilebenden Protozoen äußert sich Sauerstoffmangel oder vollkommene Sauerstoffentziehung meist nach relativ kurzer Zeit (Amöben nach Kühne nach 24 Minuten, Rhizopoden nach Verworn nach $1^1/_2$—3 Stunden). In besonders drastischer Weise macht sie sich durch Beeinflussung der Beweglichkeit des Plasmas bemerkbar. Bei Rhizoplasma Kaiseri z. B. (Fig. 120) hört in der Wasserstoffkammer zuerst die zentrifugale Bewegung der Pseudopodien auf, die zentripetale dauert noch eine Zeitlang an, um dann auch zu sistieren, so daß die Pseudopodien in halbausgestrecktem Zustand, starr, mit eigentümlichen dreieckigen Anhäufungen an den Verzweigungsstellen verharren, bis erneute Sauerstoffzufuhr sie zu neuer Beweglichkeit anregt.

Loeb hat die interessante Theorie entwickelt, daß der Kern ein Oxydationszentrum der Zelle sei. Die Versuche an Protozoen sind dieser Annahme nicht günstig, da kernlose Fragmente von solchen unter Umständen länger leben können als kernhaltige. Beide Sorten von Fragmenten verhalten sich nach Verworn bei der Erstickung gleich. Versuche, welche über das Verhalten des Kerns bei oxydativen Synthesen unterrichteten, liegen allerdings noch nicht vor.

## IV. Die Reservestoffe der Protozoen.

Im Körper der Protozoen finden sich vielfach Anhäufungen von organischen Substanzen, welche während des Stoffwechsels entstehen und bei besonderen Beanspruchungen der Zelltätigkeiten verbraucht werden. Als solche Reservestoffe lernten wir oben schon die Amylum- und Paramylumkörner der Eugleniden kennen, welche nicht nur als erste sichtbare Assimilationsprodukte, sondern auch als Reservestoffe zu bezeichnen sind. Echte Stärke kommt ferner bei Cryptomonadinen und Peridineen vor.

Bei Ciliaten, Gregarinen und in den Cysten von Flagellaten finden sich im Plasma zahlreiche rundliche Körner von doppelter Lichtbrechung, welche sich mit Jod braun bis braunviolett, nach Zusatz von starker Schwefelsäure bei Anwesenheit von Jod weinrot färben. Die Substanz ist in kaltem Wasser, Alkohol, Aether unlöslich, wird jedoch von heißem Wasser zur Quellung und dann langsam zur Lösung gebracht. Längeres Kochen in verdünnter Schwefelsäure verwandelt sie in reduzierenden Zucker. Die auf Grund dieser Reaktionen vom Glykogen unterscheidbare Substanz bezeichnet Bütschli, welcher sie als erster genau untersucht hat, als Paraglykogen, sie wird auch Zooamylum genannt.

Auch bei Hexamitus, Urophagus und anderen Flagellaten findet sich ein glykogenartiger Körper. Einige Forscher geben auch das

Vorkommen von echtem Glykogen z. B. bei Pelomyxa (Štolc), Infusorien, wie Paramaecium, Opalina, Glaucoma, Vorticella an (Barfurth). Bemerkenswert ist das häufige Vorkommen von Glykogen resp. Paraglykogen bei Formen, welche, nach ihrem Aufenthaltsort zu schließen, partiell oder vollkommen anaërobiontisch leben müssen (vgl. hierzu S. 104). Ebenfalls als Kohlehydrat wird eine Substanz angesehen, die sich bei Chrysomonadinen und einigen Monadinen findet, das Leukosin, welches in Form farbloser, stark lichtbrechender Ballen meist am Hinterende der Tiere angesammelt ist.

Aehnlich wie bei den Diatomeen sind auch bei den Flagellaten fette Oele weit verbreitet. Sie finden sich bei sehr vielen der Formen mit Chromatophoren, und zwar treten sie besonders reichlich bei der Bildung von Dauerzuständen auf. Vielfach sieht man sie lebhaft rot gefärbt durch das Auftreten von Hämatochrom (s. oben S. 81).

Fig 121.

Fig. 121. Trypanosoma rotatorium Gr. Kulturflagellat mit Fetttropfen (*F*) im Plasma. (Nach Doflein.)

Fig. 122. Aulacantha scolymantha mit fettiger Degeneration des Kerns. Zwölf Blasen mit Fettkügelchen im Innern der Zentralkapsel. Vergr. 185. (Nach Borgert.)

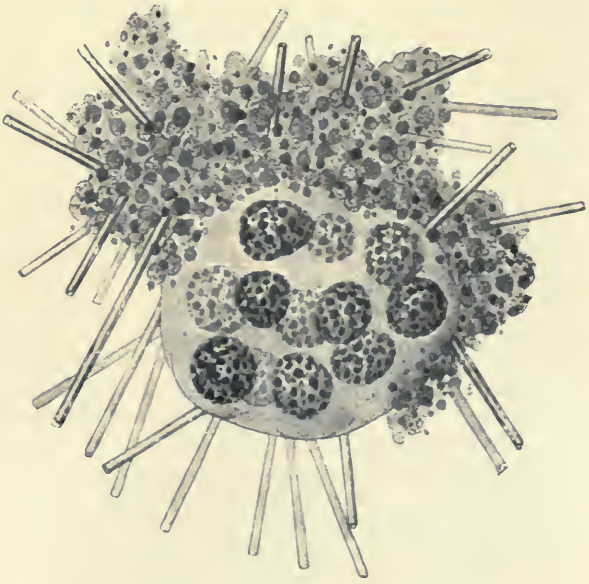


Fig. 122.

Oele sind auch sehr verbreitet bei Cystoflagellaten (Noctiluca) und Peridineen, ferner bei Radiolarien in Form der charakteristischen Oelkugeln. Letztere werden bei der Schwärmerbildung verbraucht. Sicherlich spielen sie aber auch eine Rolle bei den hydrostatischen Bewegungen der Radiolarien. Auch bei Ciliaten ist Fett nachgewiesen worden, so bei Nassula aurea, bei Opalina ranarum, ferner bei Sporozoen (Gregarinen und Myxosporidien). Fettspeicherung findet im Körper von Protozoen (besonders untersucht bei Infusorien durch Nirenstein) nach Fütterung mit Eiweiß oder auch Kohlehydrat statt. Nach den Untersuchungen von Roessle bei Paramaecium und von Doflein bei Trypanosoma tritt bei längerer Kultur in serumhaltigen Flüssigkeiten Fett in großer Menge in diesen Protozoen auf (Fig. 121).

Borgert hat bei dem Radiolar Aulacantha scolymantha fettige Degeneration beschrieben. Unter Degenerationserscheinungen treten

in der Zentralkapsel, auch eventuell sonst im Plasma, Fettkugeln auf, welche ihrer Entstehung nach teils auf das Plasma, teils auf den Kern zurückzuführen sind (Fig. 122).

Eiweißsubstanzen sind ebenfalls als Reservesubstanzen weit verbreitet. Bei Amöben, Radiolarien (Thalassicolla) etc. werden sog. „Eiweißkugeln" beschrieben, welche zähflüssig sind, sich mit Millons Reagens rot färben und bei starker Hitze verkohlen.

Für Verbindungen der Nukleinsäure hält A. Meyer gewisse Gebilde, welche er mit dem Namen Volutin belegt hat; es handelt sich um sehr kleine Körnchen, welche sich mit Jod gelblich, mit Methylenblau und 1-proz. Schwefelsäure schön blau färben. Sie sind bei Diatomeen, Pilzen, Hefen, Cyanophyceen und Bakterien beschrieben und wahrscheinlich weit verbreitet. So scheinen die eben erwähnten „Eiweißkugeln" in mancher Beziehung an Volutine zu erinnern.

Nach Guillermond sind die Volutinkörner identisch mit den von Babes und ihm schon früher beschriebenen metachromatischen Körnern, sowie mit den von Bütschli entdeckten sog. roten Körnern. Sie färben sich meist sehr stark, stärker als die Kerne. Unter den Protozoen sind es die Flagellaten, bei denen sie am häufigsten gefunden wurden, so bei Euglenen, Trypanosomen, Chlamydomonaden etc., aber auch bei Rhizopoden, z. B. Amöben, kommen sie vor. Bei Haematococcus hat Reichenow nachgewiesen, daß sie bei Zucht in phosphorfreiem Medium verschwinden, was für die Auffassung von A. Maier spricht, daß es sich um phosphorhaltige Substanzen handelt, wie etwa Nukleinsäure. Jedenfalls weisen alle Beobachtungen darauf hin, daß die Körner Reservesubstanzen darstellen. Und zwar scheinen sie vor allem der Kernernährung zu dienen und ihm vor der Teilung die zu seinem Chromatinwachstum nötigen phosphorreichen Eiweißstoffe zuzuführen.

Manche der Reservestoffgebilde sind zusammengesetzter Natur. So finden sich in den „Eiweißkugeln" der Radiolarien Konkretionen und Eiweißkristalle. Die Oelkugeln derselben Tiere haben offenbar ebenfalls eine eiweißartige Grundlage.

Ich bin ferner geneigt, in manchen Teilen der Kerne, welche sich mit basischen Farbstoffen färben, und besonders in den färbbaren Bestandteilen der Chromidien zum Teil Reservesubstanzen zu erblicken. Dafür spricht das Verhalten bei der Teilung, bei Wachstum etc., auch das Vorhandensein eines glykogenartigen Kohlehydrats in manchen Chromidien. Im speziellen Teil wird ferner noch sehr häufig von Reservestoffen die Rede sein, deren Funktion wir wohl morphologisch feststellen können, deren chemische Eigenschaften aber sehr unvollkommen bekannt sind.

## V. Die Ausscheidung (Exkretion) bei den Protozoen.

Da die Defäkation bei den Protozoen in größeren Intervallen erfolgt, so dürfen wir wohl annehmen, daß sie nicht ausreicht, um gleichzeitig mit geformten Nahrungsresten auch die Endprodukte des Stoffwechsels insgesamt aus dem Körper zu entfernen. Wir nehmen vielmehr an, daß ähnlich wie für die Atmung, so auch für die Exkretion die kontraktilen Vakuolen von besonderer Bedeutung sind. Mit dem ausgepumpten Wasser werden sicherlich mancherlei gelöste Stoffwechselprodukte den Körper der Protozoen verlassen. Frühere

Angaben, daß gleichzeitig durch den Exkretionsporus feste Bestandteile, „Exkretkristalle", ausgestoßen werden (Rhumbler), sind nicht bestätigt worden. (Höchstens erfolgt solche Ausstoßung bei der Encystierung?)

Außerdem kommt für alle Protozoen, insbesondere aber für diejenigen ohne kontraktile Vakuolen, Entfernung von Stoffwechselprodukten direkt durch die Körperoberfläche hindurch in Betracht. Daß umgekehrt auch Aufnahme von Wasser durch die Körpermasse hindurch bei mundlosen Formen stattfindet, geht mit Sicherheit aus der Tatsache hervor, daß z. B. zahlreiche der parasitischen Astomen und Opalininen ein kompliziertes, gut funktionierendes Vakuolensystem besitzen. Während nähmlich bei freilebenden Protozoen des Süßwassers kontraktile Vakuolen allgemein verbreitet sind, fehlen sie bei marinen Formen und bei Parasiten in der Regel. Da die Flüssigkeiten, in denen Formen ohne kontraktile Vakuole leben, durch einen hohen Gehalt an gelösten Stoffen, besonders Salzen, ausgezeichnet sind, so sind wir zur Annahme berechtigt, daß bei der Bildung von kontraktilen Vakuolen der osmotische Druck eine wichtige Rolle spielt. Man könnte sich vorstellen, daß im Plasma eine gegenüber der Umgebung hypertonische Lösung entsteht, welche zur Aufnahme von Wasser führt (Bildung der kontraktilen Vakuole); jedesmal, wenn die Wasseraufnahme einen gewissen Grad übersteigt, erfolgt entweder durch Ueberhandnahme des Spannungsdruckes im Protoplasma oder durch ein Gefälle in den Oberflächenspannungen zwischen den Vakuolentropfen und der umgebenden Flüssigkeit eine Ausstoßung des gebildeten Flüssigkeitstropfens (Entleerung der kontraktilen Vakuole). Der dadurch erfolgte Ausgleich des osmotischen Druckes wird aber alsbald durch Neubildung der betreffenden Substanz wiederum gestört, und es folgt die Entstehung einer neuen Vakuole. Wenn bei Meerwasserprotozoen und Parasiten ein solches Exkretionsorgan fehlt, so würde dies darauf beruhen, daß in ihrem Körper die periodische Bildung einer solchen gegenüber ihrer Umgebung sehr stark hypertonischen Lösung nicht stattfindet; daß vielmehr infolge der hohen Konzentration der umgebenden Flüssigkeit ein allmählicher Ausgleich durch die gesamte Oberfläche stattfindet. Damit stimmen die Versuche von Marg. Zülzer gut überein, welche nachgewiesen hat, daß Amoeba verrucosa bei Uebertragung aus Süßwasser in Meerwasser nicht nur ihre kontraktile Vakuole verliert, sondern auch eine erhöhte Konzentration (offenbar Wasserverlust) des gesamten Zellinhalts aufweist. Klebs hat gezeigt, daß bei Euglena durch verdünnte Lösung verschiedener Neutralsalze eine sehr ansehnliche Vergrößerung der Vakuole und damit Stillstand derselben herbeigeführt werden kann, was Massart auch bei Ciliaten beobachtete, jedoch erst bei einer bestimmten Konzentration der Lösung. Bei höherer Konzentration tritt aber allgemein eine Verkleinerung der Vakuolen ein; dieselben können sogar vollkommen verschwinden. Alle diese Beeinflussungen sind reversibel. Nach Versuchen von Degen, welche Stempell bestätigte, vergrößern sich bei Konzentration des äußeren Mediums die Entleerungsintervalle. Marine Protozoen, welche eine kontraktile Vakuole besitzen, entleeren dieselbe in sehr großen Zeitabständen (vgl. Tabelle).

Mit den oben dargelegten Anschauungen über die Natur der kontraktilen Vakuolen stimmen weitere Ergebnisse experimenteller Be-

einflussungen gut überein. Klebs hat festgestellt, daß bei Euglena durch mechaniche Eingriffe, durch hohe Temperaturen sowie durch Strychnin zuerst die Bewegungen des Tieres und die Plasmaströmungen zum Stillstand gebracht werden, während die kontraktilen Vakuolen noch eine Zeitlang arbeiten; bei Wiederherstellung normaler Verhältnisse beginnen die Vakuolen zuerst ihre Tätigkeit wieder. Selbst nach Abtötung des Körpers hält unregelmäßige Pulsation noch eine Zeitlang an. Aehnliches berichtet Rossbach von Ciliaten, bei denen durch elektrische Schläge sowie durch Alkaloide die Cilientätigkeit vor derjenigen der Vakuolen zum Stillstand gebracht wird. Ferner hat Hofer beobachtet, daß in kernlosen Stücken, die von Amöben abgeschnitten wurden, die kontraktilen Vakuolen noch eine Zeitlang fortschlugen.

Frequenz der kontraktilen Vakuolen. Die kontraktilen Vakuolen pulsieren vielfach in einem regelmäßigen Rhythmus, welcher allerdings von den äußeren Bedingungen abhängig ist. Bei einer gewissen optimalen Temperatur (30—35°) erreicht die Pulsationsfrequenz ihren Höhepunkt, welcher bei weiterer Temperatursteigerung nicht mehr überschritten wird.

Frequenzzahlen für die Pulsation der kontraktilen Vakuolen von Protozoen.

| Art | Autor der Beobachtung | Intervall zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Kontraktionen | Temperatur °C |
|---|---|---|---|
| Pyxidicula operculata | Doflein | 100 Sek. | 15 |
| Actinophrys sol | Weston | 10—80 „ | ? |
| Oicomonas termo | James-Clark | 10 „ | ? |
| Bicosoeca sp. | „ „ | 10—12 „ | ? |
| Gonium pectorale | Cohn | 26—60 „ | ? |
| Euglena deses und Ehrenbergii | Klebs | 30 „ | 18—20 |
| „ „ „ „ | „ | 22 „ | 32 (Optimum) |
| „ „ „ „ | „ | 30 „ | 42 (ca. 48—50 Maxim.) |
| Euplotes charon | Rossbach | 31 „ | 15 |
| Coleps hirtus | Maupas | 48—50 „ | 17 |
| Lagynus crassicollis (marin) | „ | 2 Min. | Zimmertemperatur |
| Cryptochilum echini (Parasit!) | „ | 20 „ | „ |
| Spirotomum teres | Stein | 30—40 „ | „ |
| Acineria incurvata (marin) | Maupas | 6—12 „ | „ |

Im allgemeinen erfolgt bei niedrigen Temperaturen (zwischen 4—15° C) eine raschere Frequenzsteigerung als bei höheren. Nach Rossbach ist z. B. das Intervall zwischen je zwei Vakuolenkontraktionen bei Stylonychia pustulata

| | | | |
|---|---|---|---|
| bei | 5° C | 18 | Sekunden |
| „ | 10° C | 14 | „ |
| „ | 15° C | 10—11 | „ |
| „ | 20° C | 6—8 | „ |
| „ | 25° C | 5—6 | „ |
| „ | 30° C | 4 | „ |

Nach Kanitz erfolgt die Steigerung der Pulsationsfrequenz nach der van't Hoffschen Regel, welche besagt, daß die chemische Reaktionsgeschwindigkeit bei Temperatursteigerung um 10° (inner-

halb gewisser Grenzen) verdoppelt oder verdreifacht wird. Es ist daraus zu schließen, daß bei der Tätigkeit der pulsierenden Vakuolen chemische Umsetzungen, welche dann ihrerseits die osmotischen Differenzen verursachen, eine wesentliche Rolle spielen.

Es scheint ferner, daß Zusatz von Stoffen, welche quellend auf das Plasma wirken, Vergrößerung der Vakuole und Verlangsamung der Pulsationsfrequenz herbeiführt; letzteres wird unter Verkleinerung der Vakuole auch von Stoffen hervorgerufen, die Schrumpfung des Körpers bedingen.

Sauerstoffmangel führt wahrscheinlich stets eine Steigerung der Pulsationsfrequenz herbei, doch existieren über diesen Punkt einander widersprechende Angaben.

Nach Maupas stoßen Infusorien unter günstigen Verhältnissen in 2—46 Minuten ein Wasserquantum aus, welches dem eigenen Körpervolumen entspricht. Bei Protozoen ohne konstante Eigenform ist die Volumabnahme bei der Entleerung der Vakuole oft sogar direkt wahrnehmbar (vgl. Rhumblers Angabe für Amoeba proteus).

Bei manchen parasitischen Formen, bei denen keine kontraktilen Vakuolen bekannt sind, mögen dennoch solche vorhanden sein und mit der Zeit erst noch aufgefunden werden. So hat jüngst Metcalf bei den parasitischen Opalinen sehr deutliche „Exkretionsvakuolen“ beschrieben (vgl. oben S. 109). Oder sollten diese nur durch Uebertragung in ein hypotonisches Medium erzeugt sein und so in diesen Beobachtungen ein Gegenstück zu den Experimenten von Zülzer vorliegen?

Eine Exkretion, sowie sonstiger Stoffaustausch durch die äußere Körperschicht hindurch findet ja wohl nicht nur bei den Formen ohne kontraktile Vakuole, sondern auch bei jenen mit solcher statt. Indem, wie überhaupt bei Niederschlagsmembranen, diejenigen Stoffe am raschesten diffundieren. welche in der Substanz der Hautschicht am leichtesten löslich sind, werden sich von manchen Substanzen Anhäufungen, eventuell Niederschläge an der Innenseite der Körperhülle bilden können. Als solche sind eventuell die von Prowazek bei Paramaecium beobachteten, mit Neutralrot färbbaren „Exkretperlen“ zu deuten (Fig. 123).

Bei vielen Protozoen aus fast allen Gruppen sind im Protoplasma Körner, Klumpen oder Kristalle beobachtet worden, welche von den Autoren allgemein für Exkretionsstoffe gehalten werden. Diese Exkretkörner, welche meist durch auffallendes Lichtbrechungsvermögen dunkel vom umgebenden Plasma abstechen, öfters auch farbig (gelb, grün, rotbraun, braun) sind, im polarisierten Licht bei gekreuzten Nicols hell aufleuchten, wurden früher allgemein auf Grund von Analogieschlüssen für harnsaure Salze gehalten. Von verschiedenen Autoren wurde auch positiv ausgefallene Murexidreaktion angegeben. Doch haben sich diese Annahmen und Angaben bisher nicht bestätigen lassen. Ebensowenig die Annahme von Bütschli, welcher wegen der Aehnlichkeit mit den in pflanzlichen Zellen vorkommenden Kristallen ein oxalsaures Salz vermutete.

Vielmehr ergaben die Untersuchungen von Schewiakoff, daß die in der Form vielfach wechselnden (schief abgestutzte Prismen, zu Garben und Drusen angeordnet, Nadeln, Biskuit- und Hantelformen, zylindrische, kugelige, ellipsoidische Körner etc.) Exkretkörner des Paramaecium caudatum aus phosphorsaurem Kalk, eventuell unter Beimischung einer organischen Substanz, bestehen. Zu einem

ähnlichen Ergebnis gelangte neuerdings Schubotz für die Exkretkristalle von Amoeba proteus. Schaudinn hat bei Trichosphaerium Sieboldi dieselben Kristalle mit demselben Erfolg analysiert; er fand jedoch außerdem Reaktion auf Harnsäure, so daß man wohl annehmen darf, daß Exkretstoffe von verschiedener Art vorkommen.

Schewiakoff hat ferner beobachtet, daß Paramäcien, welche nur mit Bakterien ernährt wurden, in der Hauptsache kleine Exkretkörner enthalten, während bei Zusatz von faulendem Fleisch oder von Eiweißlösung massenhaft große Exkretkristalle auftraten. (Aehnlich konnte Schaudinn experimentell zeigen, daß in Foraminiferen nach Copepoden- und Infusoriennahrung reichlich Exkretkörner auftraten, welche bei Fütterung mit Diatomeen verschwanden.) Von diesen sind viele zu groß, um die Annahme einer Entleerung durch den After, für welche auch keine Beobachtungen vorliegen, zu gestatten.

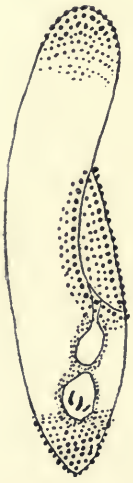


Fig. 123.

Fig. 124 A.

Fig. 124 B.

Fig. 123. Paramaecium aurelia O. F. M. Am Vorder- und Hinterende, sowie in einigen Streifen in der Schlundregion treten einige Stunden nach der Färbung mit Neutralrot lebhaft gefärbte Körner auf. (Nach Prowazek aus Lang.)

Fig. 124. A Paramaecium caudatum mit Exkretkristallen in Vakuolen. B Verschiedene Formen der Exkretkristalle und -körner aus phosphorsaurem Kalk. (Nach Schewiakoff.)

Die Kristalle, welche nach ihrem Auftreten anfangs von einer Flüssigkeitsvakuole umgeben sind, findet man, wenn man die Tiere 1—2 Tage hungern läßt, frei im Ektoplasma. Bei weiterem Hungern sieht man sie sich allmählich am vorderen und hinteren Ende der Tiere, in der Nähe der kontraktilen Vakuolen ansammeln, dort langsam sich verkleinern und in Krümel zerfallen. Nach ca. 5—6 Tagen sind sämtliche Kristalle verschwunden, und die Hungertiere gehen zugrunde, wenn man sie nicht von neuem füttert.

Schewiakoff nimmt daher an, daß die Exkretkörner nicht im geformten Zustand bei der Exkretion oder Defäkation entleert werden, sondern daß sie vorher gelöst und dann ihre Substanz mit der Flüssigkeit der kontraktilen Vakuolen entleert werde. Er deutet diesen Vorgang als bedingt durch die Umwandlung des schwer löslichen neutralen Salzes des phosphorsauren Kalks in das leicht lösliche saure Salz.

So gut auch ein solcher Vorgang zu den oben gemachten Annahmen passen würde, wir müssen uns dennoch des hypothetischen Charakters dieser Annahmen bewußt bleiben und vor allem bedenken, daß es nicht gänzlich ausgeschlossen ist, daß die sog. Exkretkörner im Stoffwechsel der Protozoen eine ganz andere Rolle spielen. Zudem scheinen je nach der Nahrung die Exkretkörner aus verschiedenen Substanzen zu bestehen, worauf schon ihre außerordentlich wechselnde Form bei je der gleichen Species hinweist.

Hier wäre noch zu bemerken, daß in manchen Protozoen (marine Foraminiferen) die auftretenden Exkretkristalle und ähnliche wegen ihrer Färbung als Xanthosome bezeichnete Exkretkörper vielfach mit allen möglichen Fäkalmassen zu den sog. Sterkomen zusammengebacken werden. Es sind dies Gebilde, welche durch die Bewegungen des Protoplasmas oft sehr regelmäßige Formen (kugelig, ellipsoidisch etc.) annehmen, oft membranartige Hüllen besitzen, deren Substanz den Schalenkittsubstanzen ähnelt (eisenhaltig ist), und welche bei der Defäkation entleert werden, wobei also die Exkretkörper das Protoplasma in ungelöstem Zustand verlassen.

Die Sterkome fallen durch ihre große Widerstandsfähigkeit gegen Säuren und Alkalien, überhaupt gegen chemische Einwirkungen, auf und bilden infolgedessen an Stellen, wo zahlreiche Foraminiferen vorkommen, ganze Ablagerungen.

### VI. Sekrete und Pigmente.

Wir hatten schon vielfach Gelegenheit, von Sekreten bei den Protozoen zu sprechen: von den Sekretionsmembranen, den Schleim- und Gallertabsonderungen, der Gift-, Enzym-, Säure- und Verdauungssaftproduktion etc. Hier wäre wohl auch die Produktion von kohlensaurem Kalk und Kieselsäure zu erwähnen. Die Sekretion von Antifermenten und von spezifischen Giften wird später bei Besprechung des Parasitismus zu erörtern sein. So begnügen wir uns denn hier mit der Erwähnung all dieser Sekrete, welche jeweils an anderem Orte im Zusammenhang mit den speziellen Lebensfunktionen ihre Würdigung fanden oder finden werden.

Die Pigmente der Protozoen, meist feinkörnige Niederschläge von verschiedener Farbe, finden sich weit verbreitet in allen Gruppen. Auch für sie lassen sich kaum einheitliche Gesichtspunkte bisher aufstellen, welche eine eingehendere Behandlung an dieser Stelle rechtfertigen würden. Vielfach scheinen sie als Nebenprodukte oder Endprodukte von Stoffwechselvorgängen zu entstehen. Indem sie dann in den Hüllen oder Außenschichten der Protozoen abgelagert werden, tragen sie oft sehr zu deren charakteristischer Erscheinung bei. Sie werden daher im speziellen Teil des öfteren erwähnt werden.

Gewisse bräunliche Pigmente entstehen beim Zerfall von Chromatin im Zellleib und sind daher für manche Zustände der Protozoen äußerst charakteristisch. So gehen nach R. Hertwig die Pigmentmassen in degenerierenden Actinosphärien aus Kernsubstanzen hervor.

## B. Der Kraftwechsel bei den Protozoen.

In dem nachfolgenden Abschnitt soll in Kürze die produktive Leistung des Protozoons besprochen werden, mit Ausnahme der Vor-

gänge bei der Fortpflanzung, welche ja in ein besonderes Kapitel verwiesen sind. Wir werden daher folgende Erscheinungen zu behandeln haben:

1) die Bewegung der Protozoen,
2) die Erzeugung von Licht und Wärme etc.,
3) die Reizerscheinungen.

Dagegen sind die Wachstumserscheinungen im Kapitel über Fortpflanzung, die Widerstandsfähigkeit gegen äußere Einflüsse im biologischen Abschnitt, die Gestaltungsursachen bei Gelegenheit der Entwicklungsgeschichte erörtert.

## I. Die Bewegung der Protozoen.

Das Beschreibende über die Bewegung ist bei Erörterung der Morphologie früher (S. 32 ff.) mitgeteilt worden.

Die verschiedenen Bewegungsformen der Protozoen, welche in der Regel zu einem für die Erhaltung der betreffenden Individuen zweckmäßigen Resultat führen, scheinen jedem unbefangenen Beobachter zunächst spezifische Eigentümlichkeiten lebender Wesen zu sein. Wenn uns in der Protoplasmaströmung, in der amöboiden Bewegung, in der Bewegung durch Geißeln oder Wimpern die primitivsten Bewegungsformen lebender Organismen entgegentreten, so ist gerade die Beobachtung der Bewegungserscheinungen für uns der augenfälligste Anhaltspunkt dafür, daß wir es mit lebenden Wesen zu tun haben, so sehr deren Gestalten uns auch manchmal an Formen der anorganischen Welt erinnern mögen. So ist denn auch jetzt noch vielfach die Ansicht verbreitet, daß in diesen Bewegungserscheinungen etwas spezifisch Vitales zu erblicken sei. Die neueren Forschungen haben dieser Anschauung den Boden entzogen und uns zugleich die Möglichkeit gegeben, durch Nachahmung im Modell die Analyse der Bewegungserscheinungen zu fördern. Damit war auch die Möglichkeit gegeben, etwas tiefer in die Physiologie der Bewegung bei den Protozoen einzudringen. Im Nachfolgenden soll kurz skizziert werden, in welcher Weise man sich auf Grund der Forschungen von Berthold, Bütschli, Quincke, Verworn, Rhumbler und Jensen das Zustandekommen der protoplasmatischen Bewegungen vorzustellen hat. Indem wir uns an die vortrefflich geeignete Einteilung von Gurwitsch anschließen, unterscheiden wir:

1) apolare Bewegung des Protoplasmas,
2) polare Bewegung (Formwechsel bei der Muskelkontraktion).

Da wir über letztere speziell für die Protozoen nur morphologische Daten besitzen, so sei auf das früher (S. 46) Gesagte verwiesen; wir werden uns an dieser Stelle nur mit der apolaren Bewegung beschäftigen.

Anhangsweise wird noch auf die passive Bewegung hinzuweisen sein.

### Apolare Bewegung.

Alle Erörterungen über die Bewegungserscheinungen im Protoplasma haben von der Tatsache des flüssigen Aggregatzustandes dieser Substanz auszugehen. Wir haben früher gesehen, daß je nachdem, ob der Protozoenkörper in seiner Hauptmasse flüssig ist, oder ob feste, formbestimmende Bestandteile vorhanden sind, die Bewegung ver-

schieden verläuft. Doch muß es sich in jedem Fall grundsätzlich um die nämlichen Vorgänge handeln.

Gehen wir zunächst von der Bewegung einer Amöbe aus, indem wir sie als ein flüssiges Schaumgemisch betrachten, deren Körper in ein flüssigeres, an Granulationen und Vakuolen reiches Entoplasma und in ein festeres, hyalines Ektoplasma geteilt ist. Wenn sie aus der Ruhe zur Pseudopodienbildung übergeht, so sieht man bei den typischen Formen das Ektoplasma zuerst vorströmen, dann folgt meist, heftig nachströmend, das Entoplasma nach, und indem so die Masse des Körpers an einer oder mehreren Stellen vorströmt, an anderen dafür weggenommen wird, erfolgt die Ortsveränderung des Tieres.

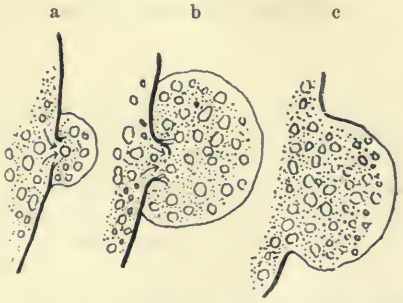



Fig. 125. Ein eruptives Pseudopodium von Amoeba blattae lagert sich über das frühere Ektoplasma, welches sich allmählich löst und in das neugebildete kontinuierlich übergeht. (Nach Rhumbler.)

Einen interessanten Spezialfall stellen die Amöben mit sehr dichtem und festem Ektoplasma dar; bei ihnen kommt es z. B. vor, daß Entoplasma eruptiv das Ektoplasma durchbricht. Dann lagert es sich bruchsackartig vor das letztere; infolge der Berührung mit dem umgebenden Wasser verfestigt sich die äußerste Schicht des so gebildeten Pseudopodiums: es entsteht neues Ektoplasma aus Entoplasma. Hinter dem Pseudopodium läßt sich aber zunächst noch eine scharfe Grenze erkennen: das an einer schmalen Stelle durchbrochene alte Ektoplasma. Dasselbe schwindet in kurzer Zeit, indem es in das umgebende Entoplasma aufgeht (Fig. 125).

Dieser Spezialfall zeigt uns in klarster Weise einen der wichtigsten Vorgänge bei der Pseudopodienbewegung: den Ekto-entoplasmaprozeß. Bei allen Bewegungen der Amöben muß sich unablässig Entoplasma in Ektoplasma verwandeln und umgekehrt.

I.

Bewegungsleistungen von Protozoen[1]).

| Tierart | | In einer Sekunde zurückgelegte Wegstrecke |
|---|---|---|
| Amoeba verrucosa | | 0,5 μ (nach Rhumbler) |
| „ striata | | 1 μ „ „ |
| „ limax | | 1 μ „ „ |
| „ geminata | | 1,5—3 μ „ „ |
| (Gregarine) Clepsidrina Munieri | langsam | $^2/_3$ μ |
| | mittel | 1,5 μ (nach Schewiakoff) |
| | schnell | 5,5 μ |
| (Myxosporidien) | | |
| Myxidium giganteum | | 1,3 μ (nach Doflein) |
| Ceratomyxa inaequalis | | $^1/_3$ μ „ „ |
| Chloromyxum Leydigi | | 0,1 μ „ „ |

1) „Ein Paramaecium von 250 μ Körperlänge vermag ein Gewicht von 0,00158 mg noch zu heben, d. h. etwa das 9-fache seines eigenen Körpergewichts.“ Um 1 mg zu heben, bedarf es der Kraft von etwa 600 Paramäcien (nach Jensen).

II.

Frequenzbestimmungen für Geißeln und Wimpern[1]).

| Tierart | Schläge in der Minute |
|---|---|
| Monas sp. { große Geißel / kleine „ | 78 / 94 (nach Prowazek, 1900) |
| Polytoma uvella (bei 18° C) | 29 „ „ „ |
| Euglena viridis | 67 „ „ „ |
| Oikomonas vic. termo | 14 „ „ „ |
| Noctiluca miliaris (Bandgeißel) | 5 (Vignal 1878; soweit zitiert, nach Pütter 1904) |

Bei allen Amöben mit dünnflüssigem Protoplasma und den Rhizopoden mit lobosen Pseudopodien ist die Bewegung eine fließende, während bei Formen mit zäher Oberflächenschicht außerdem rollende Bewegung vorkommt. Letztere, die rollende Bewegung, kommt dadurch zustande, daß Pseudopodien an der einen Seite des Tieres frei vorgestreckt werden, das Uebergewicht bekommen und niedersinken, so daß bei Wiederholung des Vorganges die Amöbe mit ihrer ganzen Substanz eine Rotation ausführt. Das gleiche Resultat wird auch dann erreicht, wenn die Amöbe (z. B. A. verrucosa) mit ihrem vorderen Ende an der Unterlage adhäriert, wobei die nach vorn an der oberen Seite nachströmende Plasmamasse immer am vorderen Ende sich überschlägt.

Die fließende Bewegung erfolgt in der vorher geschilderten Form, wobei meist ein klebriges Sekret das Tier an der Unterlage haften macht, wodurch die Bewegung bedeutend erleichtert wird. Am übersichtlichsten ist der Bewegungsvorgang bei Formen, welche einfache breite Lobopodien vorstrecken; bei ihnen kann man wahrnehmen, daß die Strömungen beim Vorwärtsfließen in der Gestalt einer Fontaine erfolgen, indem das Plasma in der Mitte des Pseudopodiums vorwärtsströmt, während an den Rändern Rückströme erfolgen. Der zentrale Vorwärtsstrom ist infolge der Körnigkeit des Entoplasmas leicht zu bemerken, während die rückläufigen Randströme eher der Beobachtung entgehen. Manchmal lassen sie sich aber mit großer Deutlichkeit erkennen, nämlich dann, wenn Fremdkörper an der Außenfläche des Ektoplasmas kleben bleiben.

Das vorn an die Oberfläche tretende Entoplasma wandelt sich dort in Ektoplasma um, und nachdem es zurückgeflossen ist, tritt es am Grund des Pseudopodiums oder am Hinterende des ganzen Tieres wieder in das Innere des Körpers, wo es sich wieder in Entoplasma umwandelt.

Bei der rollenden Bewegung fehlen die rückläufigen Randströme; hier findet Umwandlung von Ekto- in Entoplasma wohl in der Nähe des Vorderendes an der Unterseite statt, da, wo die Tiere auch an der Unterlage haften.

Bei den dünneren lobosen Pseudopodien und besonders bei manchen Filopodien spielt jedenfalls die Tatsache eine wichtige

1) Angaben über die Schnelligkeit der Bewegungen von Ciliaten und Flagellaten gibt es sehr wenige, da diese Formen infolge der großen Variationen im Bewegungstempo Beobachtung und Beurteilung sehr erschweren.

Rolle, daß das relativ feste oder sogar kolloidal starre (im Gelzustand befindliche) Ektoplasma sich wie ein deformierbarer Sack verhält, welcher unter dem Druck des einfließenden Entoplasmas in einen Spannungszustand versetzt wird.

Bei solchen Pseudopodien findet sich offenbar auch kein fortwährendes zentrales Zufließen kombiniert mit rückläufigen Randströmen, sondern das gesamte Pseudopodium wächst der Hauptsache nach, wie Jennings hervorhob, von der Basis aus nach, indem ein Teil der Oberflächenschicht des Körpers auf das Pseudopodium verlagert und so dessen Oberfläche gebildet wird.

Während man früher nach kontraktilen Elementen oder anderen geformten Gebilden suchte, um diese eigenartigen Bewegungserscheinungen zu erklären, haben die experimentellen Untersuchungen der neueren Zeit eine Möglichkeit der Erklärung gezeigt, welche uns die Annahme einer komplizierten Architektur des Plasmas erspart; denn eine solche Annahme würde ja bei den beständigen Durchmischungen in den Bestandteilen des Plasmas, welche wir direkt beobachten können, auf große Schwierigkeiten stoßen.

Wie alle Flüssigkeitsmassen, so stehen auch die flüssigen Körper der Amöben unter dem Einfluß der Oberflächenspannung, welche bestrebt ist, den ganzen Körper zu einer Kugel abzurunden. Infolge der unablässig wechselnden Verhältnisse der Umgebung und der ebenso sehr der Veränderung unterworfenen chemischen Prozesse im Innern des Amöbenkörpers ist die Oberflächenspannung nicht konstant, sondern einem fortgesetzten Wechsel unterworfen. „Wo auf der lebenden Oberfläche des Amöbenkörpers auf Grund äußerer oder innerer chemischer oder physikalischer Einflüsse die Oberflächenspannung verringert wird, dahin fließt der Zellinhalt, sich zum sog. Pseudopodium vorwölbend, unter einem ganz bestimmten Strömungsbild vor, weil er vor dem Oberflächendruck der übrigen in ihrer Spannung nicht erniedrigten Oberflächenstellen nach der Seite des niederen Druckes notwendig abfließen muß, bis ihm der sog. Krümmungsdruck der vorgeflossenen Pseudopodienmasse das Gleichgewicht zu halten vermag“ (Rhumbler).

Die Oberflächenspannung ist also nach dieser Theorie, welche hauptsächlich an die Namen von Berthold, Bütschli und Rhumbler gebunden ist, die Energiequelle für die Amöbenbewegung. Die Entstehung der jeweiligen Spannungsdifferenzen wird von den verschiedenen Forschern in verschiedener Weise erklärt. Mir scheint die Ansicht von Quincke und Bütschli die größte Wahrscheinlichkeit zu besitzen, nämlich die Ansicht, daß „lokale Ausbreitungszentren von Substanzen mit geringerer Oberflächenspannung den mechanischen Ausgangspunkt zur Pseudopodienbewegung“ bieten. Berthold nahm differente Adhäsionsverhältnisse zum Untergrund an, Verworn sieht in lokalen Oxydationen der Oberflächenmoleküle den Grund der Spannungserniedrigung. Neuerdings wurde auch die Art der elektrischen Ladung der Substanzteilchen des Protozoenkörpers zum Versuch einer physikalisch-chemischen Erklärung herangezogen.

Es war Bütschli, welcher zuerst an Modellen zeigte, daß die theoretischen Voraussetzungen zutreffend sind: von ihm hergestellte

Flüssigkeitsgemische (Oelseifenschäume, mit Wasser ausgewaschen, in Wasser beobachtet) krochen bei seinen Experimenten bei lokalen temporären Spannungsherabsetzungen an ihrer Oberfläche 6 Tage lang selbsttätig herum, wobei sie wie Amöben aussahen, wie Amöben sich bewegten und dieselben Strömungsbilder in ihren „Pseudopodien" zeigten, wie solche (vgl. Fig. 126).

An solchen „künstlichen Amöben" lassen sich die Bewegungen durch verschiedenartige Mittel beeinflussen, welche alle das gemeinsam haben, daß sie die Oberflächenspannung verändern: chemische Veränderungen, Temperatur, Elektrizität, Berührung mit anderen Körpern. Die Bewegungsintensität nimmt z. B. bei Erwärmung auf 40—50° C sehr zu.

Da nun bei den amöboiden Organismen mit leichtflüssigem Ektoplasma die gleichen Einwirkungen entsprechende Folgen erzeugen, wie bei den Schaumtropfen, so erblickt man in diesen Tatsachen eine weitere Stütze der Theorie, daß infolge der flüssigen Beschaffenheit solcher Tierkörper die Oberflächenspannung ihre Form und Formänderung und damit ihre Bewegung beherrscht.

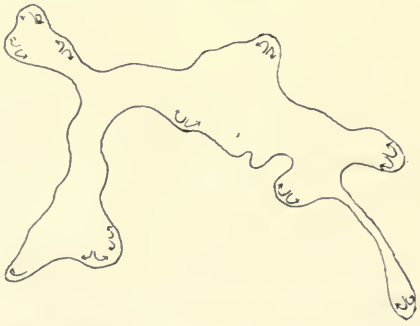


Fig. 126. Ausbreitungswirbel eines stark gepreßten Bütschlischen Schaumtropfens; größte Länge 6 mm. Die Pfeile geben die Strömungsrichtung an. (Nach Bütschli 1892.)

Bei den Amöben mit festem Ektoplasma, also mit einer gelatinierten Oberflächenschicht (einer Pellicula), wird nach Rhumbler durch ein verwandtes Prinzip die zur Bewegung nötige Energie geliefert: indem an einer bestimmten Stelle des Körpers eine Verwandlung von Ektoplasma in Entoplasma (eventuell unter Uebergang aus dem Gel- in den Solzustand) stattfindet und umgekehrt, wird der Gelatinierungsdruck wirksam, welcher in solchen Fällen die Oberflächenspannung ersetzt.

Beide Arten der Wirkung können bei derselben Amöbenart kombiniert sein, auch in den verschiedenen Zuständen des Tieres sich ablösen. Ebenso wird dies der Fall sein bei der Bildung von Filopodien, wo besonders die oft vorkommende Einknickung und spiralige Einziehung auf eine Verfestigung der äußersten Schicht hinweist.

Bei den Rhizopodien haben wir, wie wir schon früher (S. 36) auseinandersetzten, insofern den umgekehrten Prozeß vor uns, als bei ihnen die inneren Teile des Pseudopodiums starr resp. sehr dickflüssig sein müssen, während die äußerste Schicht dünnflüssig ist. Hier muß also in vielen Fällen Gelatinierung der Achse (Umwandlung in Stereoplasma) bei der Aussendung des Pseudopodiums erfolgen. Wir sehen auch tatsächlich bei Bildung eines Axopodiums den Achsenfaden aufschießen wie einen Kristall; der Uebergang in den Gelatinierungszustand ist ein sehr rascher und erfolgt offenbar unter dem Einfluß von chemischen Vorgängen im Plasma, wie wir denn auch die Strö-

mungen und sonstigen Bewegungen im Innern von Plasmakörpern auf chemische Ausgleichserscheinungen zurückführen müssen.

Sowohl bei Filopodien, als auch bei Axopodien kann man gelegentlich schwingende Bewegung beobachten: in dem einen Fall offenbar veranlaßt durch Schwankungen im Strömungsdruck des flüssigen Inhalts, im anderen durch Wirkung der flüssigen Außenschicht auf den starren, eventuell elastischen Achsenfaden.

Das leitet uns über zur Betrachtung der spezifischen schwingenden Organellen, der Geißeln und Cilien. Durch eine ganze Reihe von Beobachtungen von Bütschli, Fischer, Prowazek, Fabre-Domergue, Kölsch u. a. ist festgestellt, daß einzelne abgerissene Cilien und Geißeln noch zu schwingen vermögen. Daher müssen wir die Ursache der Bewegungsfähigkeit in ihnen selbst suchen. Bütschli, Koltzoff, Pütter, Gurwitsch, Prowazek, Schuberg u. a. nehmen nun an, daß bei Axopodien, bei Geißeln von Flagellaten, bei Spermatozoen und bei den Cilien von Infusorien übereinstimmende Grundlagen für die Bewegungserscheinungen vorliegen. Das Gemeinsame bei all diesen Typen von Organellen wäre die Kombination einer elastischen und formbestimmenden Stütze mit einer zweiten Substanz, welche, leichter flüssig, zur „Kontraktion" fähig ist. Demnach wäre anzunehmen, daß die gestreckte Stellung der Geißeln und Cilien (resp. ihre gekrümmte oder spiralige Ruhestellung) durch elastische Fäden gewährleistet werde, welche als feste Achsen das Innere des Organells stützen, während flüssiges Protoplasma die Hülle bildet. Wir sahen früher, daß die morphologischen Tatsachen bei den Geißeln in vielen Fällen dieser Annahme günstig sind. Auch bei den Cilien hat Schuberg Verhältnisse nachgewiesen, welche sich gut mit dieser Vorstellung in Einklang bringen lassen. Er hat festgestellt, daß z. B. bei Paramaecium, Frontonia, Stentor, Cyclidium die Geißeln insofern eine Differenzierung erkennen lassen, als der distale Teil von dem proximalen als „Endstück" scharf abgesetzt ist. Er faßt nun dieses Endstück als den frei hervorragenden Teil eines Achsenstabes auf, welcher in dem proximalen Teil der Cilie noch vom weniger festen Plasmamantel umhüllt wäre. Die Krümmung des Achsenstabes und damit des ganzen Organells wird nach der Annahme von Gurwitsch durch spiral gerichtete Strömungen des plasmatischen Mantels bewirkt, gegen welche die Plastizität des Achsenstabes als Antagonist in Tätigkeit tritt (vgl. hierzu Fig. 39 und 40, S. 37, und Fig. 44, S. 40).

Wie wir oben sahen, haben wir Anhaltspunkte dafür, daß z. B. bei Trypanosomen die Geißel- (und die entsprechende Körper-)bewegung durch einen solchen elastischen Stab im Zusammenwirken mit dem Körperplasma erzeugt wird. — Eine weitere Modifikation ist wohl bei Formen gegeben, bei denen die äußere Schicht der schwingenden Organellen zäher ist, als die innere.

So scheint mir am wahrscheinlichsten, daß bei der Bewegung der flimmernden Organellen verschiedene einander nahestehende Prinzipien die Ursache der Bewegung darstellen, ähnlich wie wir dies für die amöboide Beweglichkeit feststellten. Gemeinsam ist wohl all diesen Bewegungsformen, daß die bewegende Kraft einem festen, resp. elastischen Gebilde entgegenarbeitet, welches in eine Ruhelage zurückzukehren strebt, wenn es aus derselben gebracht worden ist. Wir haben früher schon gesehen, daß solche Stützbildungen Wider-

lager im Körper ihres Besitzers haben müssen, und daß solche in um so komplizierterer Form vorhanden sind, je weicher die gesamte Körpersubstanz ist, daß sie um so eher entbehrt werden können, je fester die Körperhüllen oder andere Körperbestandteile sind, an denen dann die Organellen ihre Stütze finden. Als Beispiel führe ich hier noch Mastigella vitrea nach Goldschmidt an, deren Geißel nicht nur im Kern verankert ist, sondern auch noch durch komplizierte Wurzelfasern dem ganzen System in dem flüssigen Protoplasma einen erhöhten Reibungswiderstand verschafft (Fig. 127). Trotzdem wandert bei dieser Form der Kern mit dem Geißelapparat relativ unbehindert im Plasma des amöboiden Tieres umher.

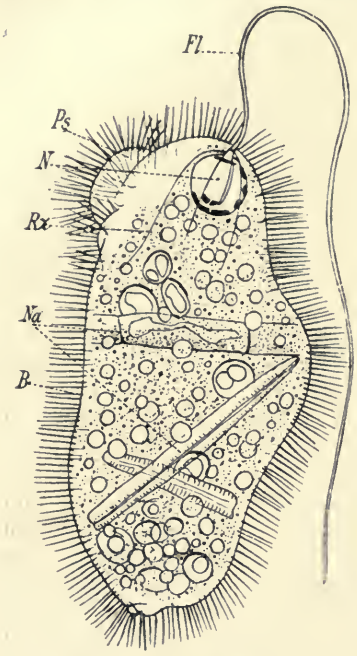



Fig. 127. Mastigella vitrea. *B* Borsten. *Fl* Geißel. *Ps* Pseudopod. *N* Kern. *Rz* Rhizoplast der Geißel. *Na* Nahrungskörper (gefressene Algen). (Nach Goldschmidt.)

Ich benütze die Gelegenheit, um zu erwähnen, daß man vielfach aus der Befestigung von Geißeln und Cilien an Kernen oder Basalkörpern den Schluß gezogen hat, daß diese Gebilde eine Bedeutung als Energiereservoire für die Bewegung haben. Es ist durchaus zuzugeben, daß diese Möglichkeit vorliegt, daß sie auch dann nicht ausgeschlossen ist, wenn wir an der Deutung, daß die Verbindung beider Zellbestandteile zunächst die Bedeutung eines Stützapparates besitzt, festhalten. Vor allem naheliegend erscheint aber diese Deutung bei den Blepharoplasten und Parabasalapparaten, obwohl diese nicht direkt mit den Geißeln zusammenhängen.

Wir könnten annehmen, daß Stoffe, welche die Oberflächenspannung ändern, oder Enzyme, welche den Gelatinierungsprozeß beeinflussen, oder sonstwie wirksame Stoffe von ihnen für den Bewegungsapparat geliefert werden. Doch liegen keine Beobachtungen vor, welche etwa bewiesen, daß bei intensiver Bewegung ein Stoffverbrauch in diesen Gebilden eintritt. Auch hat ja z. B. Werbitzki gezeigt, daß Trypanosomen auch ohne Blepharoplast sich dauernd zu bewegen vermögen.

### Passive Bewegung bei Protozoen.

Bei einigen Formen, vor allem solchen mit schwebender Lebensweise, läßt sich ein periodisches Auf- und Absteigen nachweisen. Bei Arcella und Difflugien, auch bei Radiolarien ist Aufsteigen durch Ausbildung von Gasblasen im Plasma beobachtet worden.

Bei Radiolarien werden durch die Aenderung in der Zusammensetzung der Vakuolenflüssigkeit hydrostatische Bewegungen vermittelt. Das Protoplasma dieser pelagischen Protozoen ist schwerer

als das Meerwasser; sie werden dadurch schwebfähig erhalten, daß die Vakuolenflüssigkeit leichter als dasselbe ist. Wahrscheinlich bedingt nach Brandt die im lebenden Organismus beständig bei der Atmung gebildete Kohlensäure, daß das Molekulargewicht der in den Schwimmvakuolen enthaltenen, mit ihr Verbindungen eingehenden, Salzlösung verringert wird, so daß der ganze Körper des Tieres spezifisch leichter wird. Schwankungen in dem Verhältnis von Plasmagewicht zu dem spezifischen Gewicht der Vakuolenflüssigkeit bedingen je nachdem das Auf- oder Absteigen der Radiolarien.

## II. Ueber Produktion von Licht, Wärme und Elektrizität bei den Protozoen.

### 1. Licht.

Die im Organismenreich weit verbreitete Fähigkeit des Leuchtens, welche bei Wassertieren nur bei Meeresbewohnern beobachtet worden ist, findet sich auch bei zahlreichen marinen Protozoen. Soviel mir bekannt ist, handelt es sich dabei ausschließlich um pelagische Formen, vor allem um Flagellaten: Dinoflagellaten und Cystoflagellaten; auch für Radiolarien finden sich ältere Angaben, doch sind neuere Untersuchungen über diesen Punkt nicht vorhanden. Besonders für Thalassicola wird Leuchtvermögen beschrieben.

Das Leuchten ist bei Noctiluca miliaris und bei den Peridineen an umschriebene Regionen gebunden, welche meist in größerer Menge im Plasma verteilt sind. In allen genauer untersuchten Fällen finden sich im Plasma der leuchtenden Protozoen Oele oder Fette, so bei Noctiluca, bei Pyrodinium bahamense nach Plate. Diese Oeltropfen sind die „Photogene“.

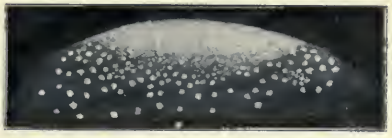


Fig. 128. Noctiluca miliaris Sur. Ein Teil des Körpers mit zahlreichen leuchtenden Punkten. (Nach Quatrefages.)

Man nimmt wohl mit Recht an, daß deren Oxydation in Beziehung zum Leuchtvorgang zu bringen ist — in Uebereinstimmung mit den Untersuchungen von Radziszewski, welcher nachgewiesen hat, daß im Reagenzglas eine ganze Reihe von organischen Verbindungen (vor allem Fette, ätherische Oele, Kohlenwasserstoffe, Alkohole), wenn sie in alkalischer Lösung sich langsam mit aktivem Sauerstoff verbinden, mehr oder weniger lebhaft phosphoreszieren.

In den meisten genauer beobachteten Fällen erfolgt das Leuchten nur auf Reize hin, welche das Tier treffen: Berührung, Schütteln, Temperaturerhöhung, Aenderung der osmotischen Beziehungen zur Umgebung, chemische Reize, vor allem auch Zusatz von Alkalien. Da auch das Vorhandensein von Meerwasser (nach der Verbreitung der Leuchttiere zu schließen) eine der Vorbedingungen für das Leuchten darstellt, so ist es wahrscheinlich, daß in den meisten Fällen das Leuchten gebunden ist an einen Stoff, welcher auf Reiz aus dem Körper des Protozoons ausgestoßen wird. Dafür spricht auch die Beobachtung in freier Natur: jede Aenderung im Zustand des Meerwassers, welches die Leuchttiere enthält, Wellengang, Ruderbewegung, Regen etc., steigert

plötzlich das prachtvolle Schauspiel, welches durch das Aufleuchten zahlloser, dem bloßen Auge verborgener Organismen erzeugt wird.

### 2. Wärme und Elektrizität.

Ueber die Produktion von Wärme und Elektrizität bei den Protozoen wissen wir nichts. Produktion von Wärme ist ja theoretisch anzunehmen, aber es existieren keine genauen Messungen, welche naturgemäß sehr schwierig sind.

## III. Die Reizerscheinungen.

Wie alle Organismen, so sind auch die Protozoen an ein gewisses Mittel der Lebensbedingungen angepaßt, welches nicht immer für die ganze Art konstant zu sein braucht, sondern oft schwankt, je nach der „Rasse", der „Kultur" oder dem Individuum, welches man vor sich hat. Man kann sagen, jedes organische Individuum befindet sich in jedem Moment seines Lebens entweder in einem Gleichgewichtszustand zu der Gesamtheit der Lebensbedingungen oder strebt einem solchen zu.

Jede Veränderung der auf den Organismus einwirkenden Faktoren führt nun zu einer Aenderung der Vorgänge im Organismus. Die Aenderung der einwirkenden Faktoren bezeichnen wir als Reiz, indem wir die Aenderung des Ablaufs der im Organismus im Gang befindlichen Vorgänge als Reizerscheinung beschreiben.

Naturgemäß sind unserer Beobachtung nur relativ intensive Aenderungen der Lebensbedingungen, also relativ grobe Reize, und relativ schnelle und ausgiebige Reaktionen, also sinnfällige Reizerscheinungen zugänglich.

In dem dargelegten Sinne sind ja alle Erscheinungen, welche wir in den vorhergehenden Kapiteln beim Stoff- und Kraftwechsel der Protozoen kennen lernten, und alle später bei Gelegenheit der Fortpflanzungsvorgänge zu erörternden Vorgänge in und an den Protozoenkörpern Reizerscheinungen. Denn in dem beständigen Wechsel von Substanz, Form, Energiemenge beruht ja das Charakteristische der lebenden Wesen.

Somit ist es klar, daß im Nachfolgenden im allgemeinen nur von intensiveren Reizen und ihren Wirkungen die Rede sein wird. Die Worte „Reiz" und „Reizerscheinung" sind für uns beschreibende Formeln, durch welche wir vorläufig alle jene Reaktionen zusammenfassen, welche uns an die Reizerscheinungen bei den höheren Tieren erinnern. Wir bleiben uns aber dessen bewußt, daß wir möglicherweise heterogene Erscheinungen zusammenfassen.

Die Reizerscheinungen bei den Protozoen, welche vor allem von Pfeffer, Loeb, Verworn, Jennings, Mast und vielen anderen studiert worden sind, haben eine sehr große Literatur hervorgerufen. Im nachfolgenden Abschnitt wird nur in aller Kürze von den wichtigsten Erscheinungen berichtet werden; die wichtigen Theorien der Reizerscheinungen und vor allem der Tropismen können hier nicht erörtert werden. Für deren Studium weise ich auf die Lehrbücher und zusammenfassenden Schriften der oben genannten Autoren hin.

Die Reize gehen ausschließlich von chemischen, mechanischen, thermischen, photischen und elektrischen Veränderungen im Lebens-

raum des Individuums aus. Diese Reizquellen geben uns die übersichtliche Einteilung des zu besprechenden Stoffes in die Hand.

Wir werden in nachfolgendem ausschließlich von den Reizerscheinungen handeln, welche durch das Auftreten von Bewegungen erkennbar werden. Die durch Reiz hervorgerufenen Aenderungen in den chemischen Vorgängen im Protozoenkörper sind zu wenig erforscht — viele der zu schildernden Bewegungserscheinungen sind ja wahrscheinlich auf Beeinflussung des Chemismus im Protozoenkörper zurückzuführen. Die sog. „formativen Reize“ werden, soweit schon Forschungen über sie vorliegen, im Kapitel über Fortpflanzung und Entwicklungsgeschichte erwähnt werden.

Von großer Bedeutung für die Beurteilung von Experimenten über die Reizbarkeit der Protozoen sind Beobachtungen aus denen hervorgeht, daß einzelne schwächere Reize für sich unwirksam sein können, aber dennoch durch Summationswirkung einen Effekt zur Folge haben, wie er sonst auf eine stärkere Reizung hin eintritt.

### 1. Reizleitung.

Es erhebt sich zunächst die Frage, ob wir bei Protozoen keinerlei Reizerscheinungen kennen, welche den bei höheren Tieren untersuchten an die Seite zu stellen sind, bei denen das Charakteristische des Vorganges darin besteht, daß durch eine relativ geringe Aenderung in der Umgebung ein fertiger Mechanismus ausgelöst wird, so daß ein plötzlicher relativ bedeutender Effekt an dem Organismus erfolgt.

Während im allgemeinen bei Plasmodromen solche Vorgänge nicht bekannt sind, scheinen die komplizierter gebauten Ciliophoren die nötigen morphologischen Grundlagen zu solchen Phänomenen zu bieten. Reizleitung ist ja eine allgemeine Eigenschaft des Protoplasmas. Trifft ein Reiz die Oberfläche des Pseudopodiums irgendeines Plasmodromen, so sieht man in einer Kräuselung der Ober-

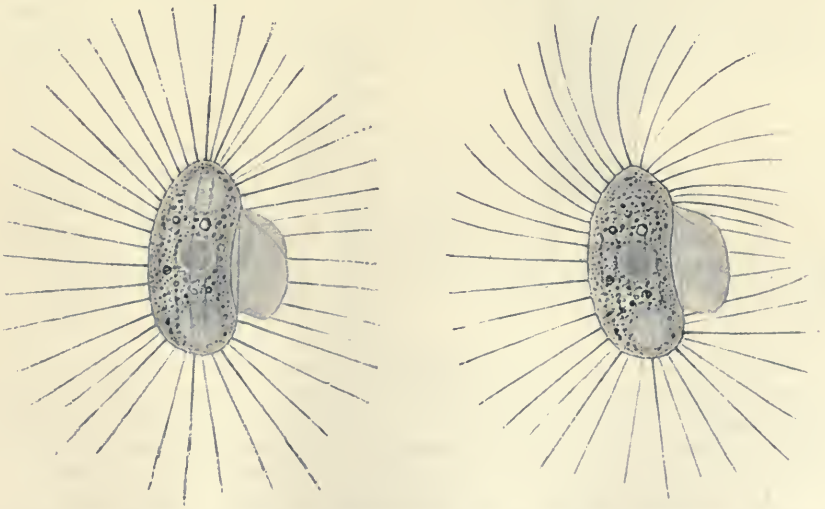


Fig. 129 A und B. Pleuronema chrysalis. A in Ruhe, B mit den Cilien zum Schlage ausholend, nachdem ein Reiz erfolgt ist. (Nach Verworn.)

fläche, in Tröpfchenbildung etc. die Folgen dieses Reizes, welche sich je nach der Stärke des Reizes mehr oder weniger weit an dem Pseudopodium ausbreiten. Stets ist aber diese Form der Reizleitung eine sehr langsame und wenig weitreichende.

Bei den Infusorien dagegen kennen wir Fälle, in denen eine sehr rasche Weiterleitung eines Reizes zu einer plötzlichen komplizierten Bewegung führt, bei welcher verschiedene Bestandteile des Körpers zusammenwirken müssen; man denke z. B. an das Zusammenzucken von Stentor und Spirostomum, an die Reizbewegungen einer Carchesiumkolonie.

Fig. 130. Stentor coeruleus Ehrb. mit Myophanen (grau) und „Neurophanen" (schwarz). (Nach Neresheimer.)

Bei manchen Infusorien beobachten wir starre cilienartige Gebilde, welche nicht schlagen; dieselben sind gegen Berührung außerordentlich empfindlich: d. h. ein Reiz, den sie erfahren, löst eine heftige Bewegung des ganzen Tieres aus. Man bezeichnet sie daher als Tasthaare oder Tastborsten. Solche finden sich z. B. auf der Rückenseite der hypotrichen Infusorien. Es scheint, daß vielfach jede Cilie, wenn sie stillsteht, die Eigenschaft erlangt, welche sie zu einer plötzlichen Entladung und Weiterleitung ihrer Bewegungspotenzen befähigt. Das hat z. B. Johnson bei Stentor beobachtet. Auch kennen wir zahlreiche Infusorien (z. B. Pleuronema chrysalis, Fig. 129), welche normalerweise längere Zeit im Wasser mit starren Cilien ruhig liegen, auf einen Reiz hin jedoch plötzlich mit einem Satz dahinschnellen. (Vielleicht sind, nebenbei gesagt, diese Fälle geeigneter, uns über den Mechanismus der Cilienbewegung aufzuklären, als die kontinuierlich schlagenden Cilien.)

Diese Fälle von rascher Reizleitung und die Beobachtungen an vielen Infusorien, welche auf Reize stets durch gewisse automatische Bewegungen reagieren, veranlassen uns, nach Apparaten uns umzusehen, welche etwa geeignet wären, die Cilien eines Infusors zu einer koordinierten Bewegung untereinander in Verbindung zu setzen.

Als solche „reizleitenden Strukturen" betrachtet Neresheimer eigenartige fibrillenartige Bildungen, welche er zwischen den Myophanen von Stentor nachwies, und welche er als Neurophane

bezeichnet (Fig. 130). Gerade bei den von ihm untersuchten Formen (Stentor coeruleus und Spirostomum ambiguum) konnte er auch eine auffallende Empfindlichkeit gegen „Nervengifte" nachweisen (Morphin, Strychnin, Coffein etc.). Auch Schuberg hat bei Paramaecium caudatum und Frontonia leucas eigenartige Strukturen beobachtet, welche die Basalkörper der Cilien verbinden, und von denen er auch anzunehmen geneigt ist, daß sie die Koordination der Wimperbewegung vermitteln.

Jennings hat gezeigt, daß bei thermischen, osmotischen, chemischen Reizen Ciliaten den Reiz wahrscheinlich zuerst und am stärksten in dem nackten Plasma der Mundstelle perzipieren. Ist dies richtig, so muß die durch den Reiz ausgelöste Bewegung, welche sehr plötzlich viele Cilien des Körpers beansprucht, eine Weiterleitung des Reizes voraussetzen. Scheinbar ist das ganze Plasma des Vorderendes stärker reizbar als der übrige Körper und daher auch imstande, schwächere Reizintensitäten wahrzunehmen.

In solchen Fällen läge eine weitgehende Analogie mit den Reizerscheinungen bei vielzelligen Tieren vor. Hier wie dort wäre ein Ort der Reizaufnahme, eine die Erregung fortleitende Struktur und ein Ort der Ausführung des Reizeffektes zu unterscheiden. Der Vorgang entspräche also im wesentlichen dem, was man bei vielzelligen Tieren einen Reflex nennt. Da aber nach der üblichen Definition ein Reflex abhängig ist von dem Vorhandensein eines aus Zellen aufgebauten Nervensystems, so bezeichne ich den analogen Vorgang im einzelligen Körper des Protozoons, in welchem das Protoplasma selbst nebst seinen Modifikationen den Reiz aufnimmt, ihn fortleitet und den Reizaffekt bewirkt, als „Reflexoid".

### 2. Reize und Reizfolgen.

Zunächst soll in diesem Kapitel ein knapper Ueberblick über das empirische Material, welches uns die Forschungen des letzten Jahrzehnts kennen gelehrt haben, gegeben werden; in einem weiteren Abschnitt über „Reizempfindlichkeit" soll dann eine Zusammenfassung der Resultate folgen.

#### a) Chemische Reize.

Chemische Veränderungen im Medium, in welchem ein Protozoon lebt, äußern ihren Einfluß, indem die Bewegungen des Tierkörpers eine Aenderung erfahren. Pseudopodien ändern ihre Form, ihre Bewegungsrichtung und Bewegungsintensität, Cilien und Geißeln ändern den Charakter ihrer Bewegungsform, ändern die Intensität ihres Schlages. Verschiedene Substanzen wirken verschieden auf die einzelnen Protozoenarten ein, die gleiche Substanz wirkt verschieden je nach dem Konzentrationsgrad der Lösung.

Bei Protozoen mit Pseudopodien äußert der chemische Reiz seine Wirkung auf die Oberflächenentfaltung. Sauerstoff z. B. führt eine Oberflächenvergrößerung der Pseudopodien herbei und damit deren „Expansion", also eine erhöhte Beweglichkeit des Tieres (vgl. das S. 106 beim Kapitel „Atmung" Erwähnte).

Viele Stoffe (Salze, Alkalien, Säuren, z. B. Kohlensäure) führen dagegen eine Oberflächenverkleinerung der Pseudopodien, Einstellung

der Bewegung, Einziehung der Pseudopodien und Abkugelung der Tiere herbei.

Auf Cilien- und Geißelbewegung haben viele Säuren, Alkalien, Salze, Alkaloide eine außerordentlich beschleunigende Wirkung, so daß die betreffenden Protozoen mit sehr gesteigerter Schnelligkeit dahinschwimmen. Formen mit Myonemen werden durch die nämlichen Reize zu lang anhaltenden Kontraktionen veranlaßt.

Dagegen werden durch Narkotika (z. B. Alkohol, Aether, Chloroform, Alkaloide) bei kurzer Einwirkung zwar vielfach Erregungserscheinungen ausgelöst, bei etwas längerer Einwirkung aber deutliche Lähmungserscheinungen herbeigeführt. Das gilt wie für Plasmodromen so auch für Ciliophoren.

Diese Wirkung der Narkotika ist für diejenigen eine erfreuliche Stärkung ihrer Ansichten, welche von ganz anderen Ausgangspunkten aus die Theorie entwickelt haben, daß die Protoplasmabewegungen bedingt sind durch anomogene Oberflächenspannungen. Die Auffassung vom Bau des Protoplasmas, welche die Grundlage für diese Theorie ist, setzt nämlich voraus, daß die äußerste Schicht des Protoplasmas zum Teil aus lipoiden Substanzen gebildet ist (vgl. auch S. 11), welche durch physikalische Kräfte gezwungen sind, sich (wie alle Arten von „verunreinigenden" Substanzen) an der Oberfläche der Emulsion anzusammeln. Protoplasma, welches stets Fette und Oele enthält, muß also stets ein Oberflächenhäutchen aus zum Teil fettiger Substanz bilden; man nimmt gegenwärtig an, daß lecithinartige Stoffe ein solches bilden, allerdings in Kombination mit anderen und zwar wasserdurchlässigen Stoffen.

Nun haben Hans Meyer und besonders Overton gezeigt, daß alle narkotisierend wirkenden Stoffe in Fetten und Oelen leichter löslich sind als in Wasser. Ihre Wirkung auf die Plasmabewegung ist dadurch uns viel verständlicher geworden, wenn wir es mit dem soeben Dargelegten in Zusammenhang bringen; denn die Erfahrung zeigt, daß Aufnahme, eventuell chemische Bindung von Stoffen die Oberflächenspannung stark beeinflußt.

Die Wirkung chemischer Reize auf die Bewegung der Protozoen äußert sich nun in besonders auffallender Weise in der Beeinflussung ihrer Verteilung im Medium. Gewisse Stoffe haben die Wirkung, alle Individuen der betreffenden Protozoenart zur Fortbewegung aus dem Wirkungsbereich ihrer Lösung zu veranlassen, andere üben den umgekehrten Effekt aus, indem Protozoen durch sie angelockt werden.

Bei der Untersuchung der hierher gehörigen Tatsachen ging man von biologischen Beobachtungen aus, welche zeigten, daß Protozoen z. B. durch Nahrungskörper angelockt werden, ferner von Beobachtungen, welche an Bakterien und anderen Organismen gewonnen worden waren. Um die Erforschung dieses Gebietes haben sich besonders Engelmann, Stahl, vor allen Pfeffer, ferner Loeb, Massart, Jennings Verdienste erworben. Pfeffer hatte entdeckt, daß die Farnspermatozoen durch die Archegonien infolge einer Ausscheidung von Apfelsäure angelockt werden. Er verwandte bei seinen Experimenten ein einseitig zugeschmolzenes Kapillarröhrchen, welches er, mit der zu prüfenden Flüssigkeit gefüllt, unter ein Deckglas in das mit den zu untersuchenden Organismen erfüllte Wasser brachte. Indem die Lösung allmählich in das Wasser diffundierte, übte sie einen Reiz auf die Organismen aus, welcher dieselben entweder nach einiger Zeit alle in die Kapillarröhre hineinlockte oder sie aus der Umgebung derselben in immer größerem Umkreis, der mit dem Fortschreiten des Diffusionsvorganges wuchs, vertrieb.

Eine andere Methode schlug Massart ein, welcher die Kulturflüssigkeit und die zu prüfende Substanz in je einem Tropfen neben-

einander auf den Objektträger brachte und beide nun durch eine schmale Wasserbrücke verband, durch welche die Diffusion erfolgte.

Jennings brachte mit einer kapillar ausgezogenen Pipette einen Tropfen der zu untersuchenden Flüssigkeit mitten in die Kulturflüssigkeit unter das Deckglas (Fig. 131 A). Da an den Rändern des Tropfens die Diffusion erfahrungsgemäß ziemlich langsam vor sich geht, so ist diese Methode die zweckmäßigste, da für die freie Bewegung der

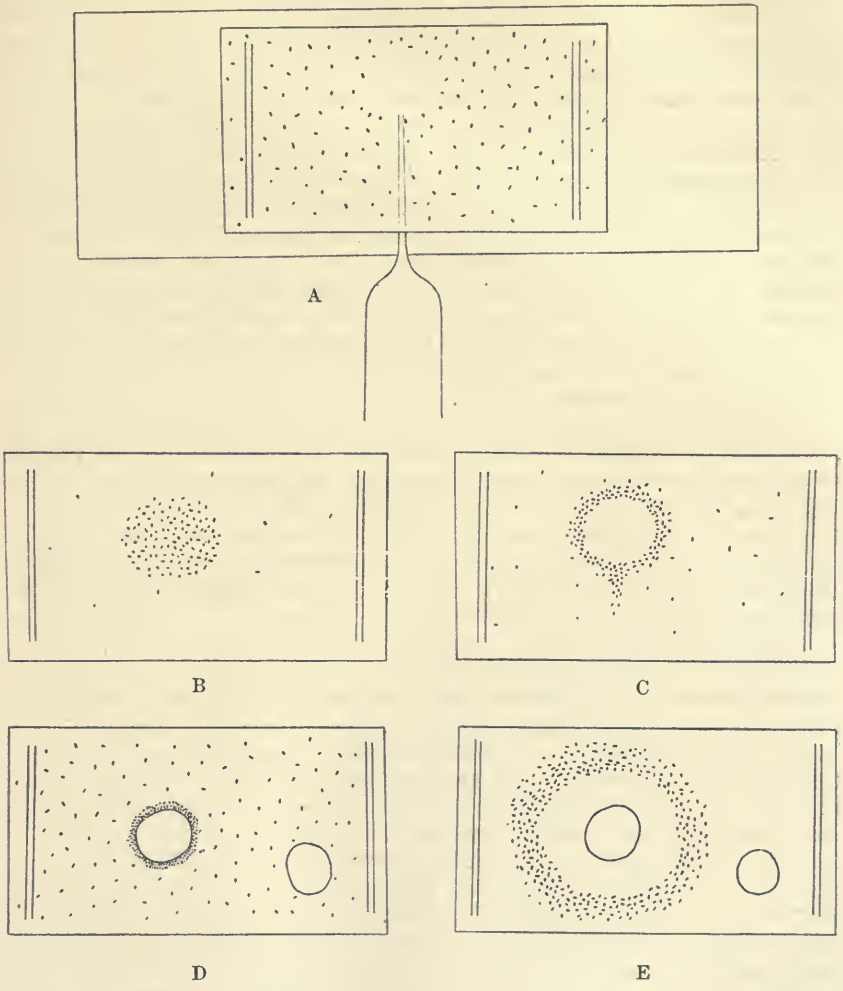



Fig. 131 A—E. Durch chemischen Reiz beeinflußte Bewegung von Paramaecium aurelia. A Deckglaspräparat: mit einer Kapillarpipette ist ein Flüssigkeitstropfen unter das Deckglas geführt worden, der „negativ chemotaktisch" wirkt. B „Positiv chemotaktische" Ansammlung. C Desgleichen bei zu hoher Konzentration der betreffenden Lösung: die Paramäcien haben sich ringförmig im Optimum der Konzentration angesammelt. D Eine Kohlensäure- und eine Luftblase sind unter dem Deckglas; die erstere (links) wirkt „positiv chemotaktisch"; die letztere ist indifferent. E Dasselbe Präparat einige Minuten später: die Kohlensäure ist in das umgebende Wasser diffundiert und hat durch ihre zu hohe Konzentration die Paramäcien vertrieben bis dahin, wo sie ihr Kohlensäure-Optimum finden. (Nach Jennings aus Verworn.)

Tiere kein mechanisches Hindernis vorliegt und doch der Tropfen vor Verdunstung geschützt ist.

Durch die nach diesen Methoden ausgeführten Experimente wurde festgestellt, daß z. B. Flagellaten sich folgendermaßen verhalten: Chlamydomonas pulvisculus, Polytoma, Bodo saltans werden nach Pfeffer besonders durch Kalisalze angezogen (Kaliumphosphat schon bei 0,0018 Proz.), ebenso stark durch Pepton, kräftig durch Asparagin, viel schwächer durch Harnstoff, Kreatin und Kohlehydrate. Chlamydomonas tingens ist nach Frank indifferent gegen Eisen, Manganverbindungen, Rohrzucker, Traubenzucker, Asparagin, Pepton; dagegen wird dies Flagellat von Kohlensäure stark angezogen. Ammoniak wirkt aber schon in ganz schwachen Lösungen verjagend.

Euglenen suchen nach Aderhold den Sauerstoff energisch auf; die Ansammlung vieler Protozoen um Luftblasen und an den Rändern der Deckgläser ist ja eine jedem Mikroskopiker bekannte Erscheinung.

Amöben reagieren auf die meisten Reize durch Zurückziehen und Flucht, überhaupt ist bei Rhizopoden Aufsuchen einer Substanz auf chemischen Reiz hin in keinem Fall experimentell erwiesen. Auszunehmen sind die Mycetozoen: an den Plasmodien der Lohblüte (Aethalium septicum) hat Stahl gezeigt, daß sie durch Sauerstoff und durch Wasser, ebenso durch den Saft der Gerberlohe, also das Nährmaterial des Plasmodium angezogen, durch Kochsalz, Traubenzucker, Glyzerin, Salpeter etc. abgestoßen werden.

Paramäcien werden nach Jennings von schwachen Säuren und sauer reagierenden Salzen angezogen, ebenso von destilliertem Wasser; von Alkalien, alkalisch reagierenden Salzen, starken Säuren etc. abgestoßen. Merkwürdig ist die Tatsache, daß ihre eigene alkalisch reagierende Kulturflüssigkeit verjagend, daß dagegen verdünnte Kohlensäurelösung anziehend, stärkere Kohlensäurekonzentration dagegen abstoßend wirkt (Fig. 131 D und E). Zucker- und Glyzerinlösung sind ohne Einfluß auf die Bewegungsrichtung.

Diese Beispiele werden genügen, um zu zeigen, eine wie große Bedeutung die Reizbarkeit durch Aenderung in der chemischen Zusammensetzung des Mediums für die Biologie der Protozoen haben muß. Die Ansammlung der Tiere um Nährstoffe, ihr geselliges Vorkommen (Anlockung der Paramäcien untereinander durch die ausgeschiedene Kohlensäure), das Aufsuchen der geeigneten Gewebe durch Parasiten, z. B. der Speicheldrüsen der Mücken durch die Sporozoiten der Malariaparasiten usw. werden der Forschung durch diese Erkenntnisse zugänglich gemacht. Wir werden im speziellen Teil öfter auf das hier Gesagte verweisen müssen, z. B. bei Besprechung von Befruchtungserscheinungen. Hat doch z. B. Schaudinn gezeigt, daß bei Coccidium Schubergi die Mikrogameten erst dann von dem Makrogameten angelockt werden, wenn derselbe die Substanz seines Kernbinnenkörpers (Karyosoms) in die umgebende Flüssigkeit ausgeschleudert hat.

Wichtig ist die Tatsache, daß manche Stoffe in konzentrierten Lösungen umgekehrt wirken als in schwachen, also z. B. abstoßend statt anziehend. Ferner, daß die Reaktion des Protozoons verschieden ausfallen kann, je nach dem Medium, in welchem es lebte, ehe es dem Reiz ausgesetzt wurde.

In naher Beziehung zur chemischen Reizung und oft praktisch kaum von ihr zu unterscheiden ist die Empfindlichkeit der Tiere für verschiedene Konzentration des Mediums. Manche Organismen suchen aus verdünnten Lösungen in konzentriertere zu gelangen, doch sind z. B. Ciliaten nach Jennings für Unterschiede im osmotischen Druck viel weniger empfindlich, als für Verschiedenheiten in der stofflichen Zusammensetzung des Mediums.

### b) Lichtreiz.

Daß das Licht auch bei vollkommener Ausschaltung der Wärmestrahlen auf alle chromophyllbesitzenden Protozoen einen wesentlichen Einfluß haben muß, ist ohne weiteres klar; ebenso daß der Einfluß in diesen Fällen einen deutlichen Zusammenhang mit den chemischen Umsetzungen im Organismus erkennen läßt. Daher ist es nicht erstaunlich, daß bei solchen Protozoen Aufhören oder Beginn der Lichtwirkung verschiedentliche Aenderungen in ihrem Lebensverlauf und in ihren Bewegungen auslöst. So ist es eine viel beobachtete Tatsache, daß z. B. Euglenen, Peridineen beim Aufhören der Lichtwirkung leicht in Ruhezustand übergehen, daß die Teilungen vorwiegend im Dunkeln ablaufen etc. Auch haben wir oben erwähnt, daß der Lichtreiz verschiedene Bewegungen des Hämatochroms in der Zelle auslösen kann (S. 81). Die Lichtreizbarkeit ist bei zahlreichen Eugleninen, Chlamydomonadinen, Cryptomonadinen, Volvocinen etc. nachgewiesen worden. Auch nichtfarbige Protozoen reagieren übrigens ähnlich auf Lichtreize. Darauf werden wir später noch zurückkommen müssen. Auch werden wir später noch zu erörtern haben, daß bei Parasiten, welche im Innern von Tierkörpern schmarotzen, eine merkwürdige Beziehung zum periodischen Wechsel von Tag und Nacht gefunden worden ist, indem z. B. bei gewissen Trypanosomen und Hämosporidien die freien beweglichen Stadien nur nachts im Blut gefunden werden.

Von den farblosen Protozoen reagieren sehr viele, soviel wir bis jetzt wissen, gar nicht auf den Wechsel von Helligkeit und Dunkelheit. Dagegen sind manche Formen sehr empfindlich; so kontrahiert sich nach Engelmann Pelomyxa palustris bei plötzlicher Belichtung zur Kugelform. Verworn hat gezeigt, daß senkrecht auf eine Hälfte einer Amöbe (sp. ?) fallendes Licht keine Reaktion zur Folge hat, Davenport hat gefunden, daß schief einfallendes Licht eine Rückzugsbewegung bewirkt; nach Harrington und Leaming hören die Bewegungen in starkem weißen Licht auf, fangen aber in rotem Licht wieder an. Entsprechende Beobachtungen hat Mast bei Amoeba proteus gemacht. Er fand, daß Steigerung der Lichtintensität die Beweglichkeit hemmt, daß die Amöbe starkes Licht flieht. Im allgemeinen wirkt nach seinen Beobachtungen blaues Licht wie weißes, während die anderen Strahlenarten nur schwach reizen. Doch gibt es bemerkenswerterweise individuelle Verschiedenheiten, indem manche Tiere intensiver auf violette, grüne, gelbe oder auch rote Strahlen reagieren. Mycetozoenplasmodien antworten auf Lichtreiz. Nach Verworn führen manche Infusorien auf den Lichtreiz hin Springbewegungen aus (z. B. Pleuronema chrysalis, Fig. 129). Die dabei wirksamen Strahlen des Spektrums sind die blauen und violetten. Nach Engelmann reagieren manche Ciliaten (Paramaecium bursaria),

besonders solche, welche symbiotische grüne Algen beherbergen, auf Lichtreiz, nach Davenport u. a. auch Stentor coeruleus.

Während im allgemeinen das Plasma des ganzen Körpers für Lichtreize gleichartig empfänglich ist, lassen sich bei manchen Formen Unterschiede feststellen, so z. B. bei Euglena, bei welcher nach Engelmann das farblose Vorderende stark für Belichtung empfindlich ist, das Hinterende jedoch unempfindlich; man kann oft beobachten, daß eine im beleuchteten Feld schwimmende Euglena, wenn sie dessen Rand erreicht, Reaktion durch Umkehr zeigt, zu einer Zeit, wo erst das Vorderende ins Dunkel getaucht ist.

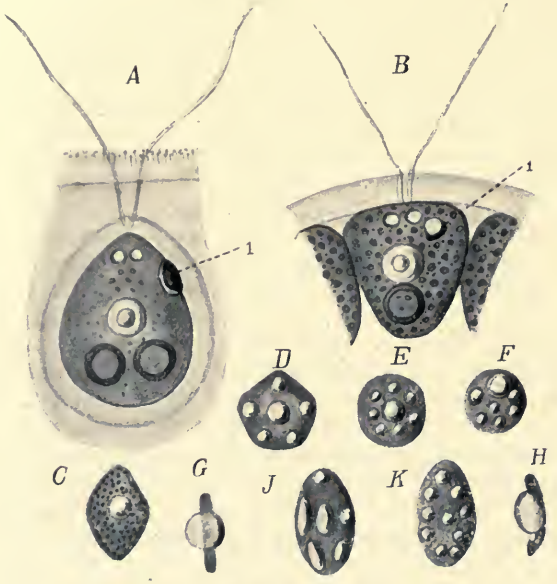



Fig. 132.

Fig. 133.

Fig. 132 A—K. Stigmen von Flagellaten. A Eudorina elegans Ehrb. Ein Individuum der Kolonie, von der Seite gesehen. *1* das große Stigma mit Pigmentschicht und einem großen Amylumkorn. B Pandorina morum Ehrb., halbschematisch. *1* Stigma, nur am unteren Teil des Stärkekörpers eine Pigmentschale. C—K Stigmen von verschiedenen Flagellaten, halbschematisch dargestellt: C Trachelomonas volvocina Ehrb. D, E und J Euglena viridis Ehrb. F Euglena velata Klebs. G Euglena acus Ehrb., Seitenansicht. H Euglena deses Ehrb. K Euglena velata Klebs. Sämtl. Vergr. 650. (Nach Francé aus Lang.)

Fig. 133 A und B. A Pouchetia cornuta Schütt. Ventralansicht nach dem Leben. *1* Plasmahaut, welche die „Linse" *(2)* überzieht. *3* Pigmentkörper. *4* Längsgeißel. B Stigma von Pouchetia juno Schütt. Von einem unter dem Deckglas absterbenden Tier. *2* Linse. *3* Pigment. (Nach Schütt aus Lang.)

Da nun am Vorderende ein eigenartiger roter Fleck gelegen ist, den schon früher Autoren als „Augenfleck" bezeichneten, den wir besser mit dem indifferenten Namen „Stigma" belegen, so ist vielfach die Vermutung geäußert worden, daß in diesem roten Fleck ein Organ der Lichtperzeption zu erblicken sei.

Diese Stigmen sind bei chromophyllführenden Flagellaten und ihren farblosen nahen Verwandten (bei allen Phytomastiginen, so Eugleniden, ferner Chromo- und Chloromonadinen, auch bei den Dino-

flagellaten), sowie bei den Schwärmsporen von Algen weit verbreitet. Sie sind bei zahlreichen Flagellaten von Francé, bei Euglena neuerdings sehr genau von Wagner untersucht worden. Nach Francé bestehen die Stigmen aus einer plasmatischen Grundsubstanz von feinmaschiger Anordnung, in welche sich zahlreiche ölartige rote (bei manchen Formen schwarzrote oder schwarze) Kugeln eingelagert finden. Die rote Substanz steht nach der Meinung anderer Forscher dem Karotin offenbar nahe oder ist mit diesem identisch.

Von den diesen Pigmentflecken aufgelagerten Amylum- oder Paramylumkörnern glaubt nun Francé, daß sie linsenartige Funktion ausüben. Bei Pouchetia-Arten findet sich nach Schütt ein ausgesprochen linsenartiger Körper, wie ihn ähnlich R. Hertwig zuerst bei seiner Erythropsis beschrieben hatte, über dessen Substanz allerdings in beiden Fällen nichts bekannt ist (vgl. Fig. 132 und 133).

Nach neueren Untersuchungen von Wager und C. Hamburger ist die Geißel mit zwei Wurzeln in einer Plasmaverdichtung befestigt; in der Mitte ihres basalen Teiles besitzt sie eine eigenartige Verdickung (Fig. 134). Diese Verdickung ist von dem Pigment schirmartig umkleidet. Es ist daher gar nicht unmöglich, daß bei dieser Einrichtung der Lichtreiz direkt das Bewegungsorgan trifft, und daß durch den Pigmentschirm veranlaßt wird, daß die Strahlen die reizbare Stelle nur von einer Seite treffen. Die Folge davon würde natürlich eine ausgesprochen richtende Einwirkung des Strahleneinfalls des Lichtes auf die Bewegung des Tieres sein. (Vgl. hierzu auch Haberland, Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl., 1904.)

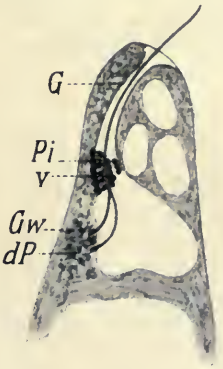



Fig. 134. Euglena viridis. Geißelwurzel und Stigma. *G* Geißel. *Pi* Pigment. *V* Verdickung der Geißel. *Gw* gespaltene Geißelwurzel. *dP* dichte Stelle im Plasma. (Nach Wager.)

Bütschli hatte übrigens seinerzeit schon vermutet, daß bei den holophytischen Flagellaten schon die Form und Lagerung der Chromatophoren im Körper durch ihren Einfluß auf den Stoffwechsel zur Orientierung der Tiere in Beziehung zum Lichteinfall beitragen könnten.

Tatsächlich können wir bei zahlreichen Protozoen bemerken, daß sie sich zu einer Lichtquelle hinbewegen, während andere durch einfallendes Licht umgekehrt zu einer Wanderung von der Lichtquelle hinweg veranlaßt werden. Ueber diese auffallende Erscheinung, welche schon früh bemerkt wurde, gibt es viele eingehende Untersuchungen, von denen wohl die grundlegenden von Strasburger herrühren. Wichtige Beiträge sind ferner von Pfeffer, Rothert, Jennings, Oltmanns, Jost u. a. geliefert worden.

In der Regel findet man lichtempfindliche Protozoen, welche in einem Tropfen Kulturflüssigkeit auf den Objektträger gebracht worden waren, nach kurzer Zeit entweder alle am Lichtrand oder am Schattenrand des Tropfens angesammelt, wenn das Licht einseitig, z. B. von einem Fenster aus einfällt. Ganz das Entsprechende kann man in größeren Kulturgefäßen beobachten.

Aus den Versuchen, welche man mit zum Teil sehr fein ausgedachten Methoden vorgenommen hat, geht hervor, daß jedes Indi-

viduum auf eine gewisse Lichtintensität abgestimmt ist, welche es nun aufzusuchen strebt. Viele Organismen suchen daher weder das grellste Licht noch den tiefsten Schatten auf, sondern eine bestimmte Abstufung des Halbschattens, in welchem sie dann ruhig oder in tanzenden Bewegungen verharren. Dieses jeweilige „Optimum" hängt von den Verhältnissen ab, unter denen das Tier sich vorher befunden hat. Zunächst von der Beleuchtung: starke Beleuchtung rückt das Lichtbedürfnis hinauf[1]), schwache setzt es herab. Chemische Zusammensetzung des Mediums, Temperatur, osmotische und mechanische Einflüsse können die Lichtreizbarkeit eines Organismus stark beeinflussen, eventuell in den Wirkungen umkehren. Wir nehmen an, daß eine durch die verschiedenartigen Einflüsse herbeigeführte Veränderung in den physiologischen Verhältnissen resp. in der stofflichen Zusammensetzung der Teile des Körpers diese verschiedene „Lichtstimmung" bedingt.

Schließlich sei hervorgehoben, daß speziell bei Flagellaten der Reiz vorwiegend von den stark brechbaren Teilen des Spektrums ausgeht, also den blauen und violetten Strahlen. Nach Hertel reagieren manche Protozoen, z. B. Paramaecium, sogar nur auf ultraviolette Strahlen.

### c) Temperaturänderungen als Reiz.

Wie die chemischen Vorgänge überhaupt, so muß die Temperatur auch die Stoffwechselvorgänge erheblich beeinflussen. Daß dies tatsächlich der Fall ist, entnehmen wir aus der Aenderung der Bewegungserscheinungen. Amöben (Amoeba proteus) werden bei steigender Temperatur immer lebhafter, um schließlich bei Temperaturen, welche bei 35° C (bei anderen Formen höher) liegen, sich abzukugeln und bewegungslos zu werden. Infusorien zeigen nach Rossbach schon bei 25° C stark gesteigerte Bewegungsschnelligkeit, bei 30—35° C sind sie „förmlich rasend"; bei höheren Graden bleiben die Wimpern stehen. Bei sinkender Temperatur werden Amöben kältestarr (bei wenig über 0°), wobei sie vielfach sich nicht abkugeln sollen. Nach Pütter wird bei Infusorien (Stylonychia) durch Abkühlung von 16° C auf 5° C) die Bewegung der Wimpern zunächst sehr gesteigert, um bei weiterer Abkühlung schnell aufzuhören.

Auch die Temperaturänderungen wirken auf Amöben und Paramäcien, wenn sie von einer Seite her die Tiere treffen, bestimmend auf ihre Bewegungsrichtung. Paramäcien z. B., welche in einer länglichen Wanne gehalten werden, deren eines Ende erwärmt und abgekühlt werden kann, fliehen aus dieser Region, wenn die Temperatur des Wassers auf mehr als 24—28° C steigt; wird dagegen abgekühlt, so suchen sie die wärmere Region auf, solange deren Temperatur die angegebenen Grade nicht erreicht. Amöben kontrahieren sich an der vom Wärmereiz betroffenen Seite, das Plasma strömt nach der entgegengesetzten Seite, wo Pseudopodien sich entwickeln und das Tier von der Reizquelle hinwegbewegen. (Nach Verworn und Jennings.)

Gerichtete Bewegungen von Amöben auf Abkühlung von einer Seite her sind bisher nicht nachgewiesen worden.

---

1) Doch sind auch Fälle bekannt, in denen durch bedeutende Steigerung der Lichtintensität das vorher der Lichtquelle zustrebende Tier umgewandelt wurde in ein solches, welches die Lichtquelle floh; vgl. die Versuche von Stahl an Euglena.

### d) Mechanische Reize.

Die Folgen mechanischer Reize auf Protozoen sind vielfach sehr augenfällig und daher jedem Mikroskopiker wohlbekannt. Mechanisch durch Stoß, Schütteln, Berührung gereizte Rhizopoden sondern jenen früher öfter erwähnten Schleim ab; sie ziehen ferner ihre Pseudopodien ein, kugeln sich ab, fallen eventuell von den Wänden des Kulturgefäßes herunter. Flagellaten und Ciliaten führen auf die gleichen Reize plötzlich starke Schläge mit ihren Bewegungsorganellen aus, und bei Besprechung der Reizleitung erwähnten wir oben, daß bei Vorticelliden, Stentoren etc. durch solche Reize die plötzliche Kontraktion der Myophane herbeigeführt wird. Die biologische Bedeutung dieser Form der Reizbarkeit ist unverkennbar, wenn wir sehen, wie Rhizopoden anprallende Infusorien oder kleine Crustaceen einfangen, wie Infusorien einem Verfolger entfliehen etc.

Viele Protozoen reagieren schon auf sehr zarte mechanische Reizung und zwar insbesondere dann, wenn dieselbe nur einen Teil ihres Körpers trifft, wenn sie einseitig wirkt. Das Gemeinsame aller hierher gehörigen Reize besteht darin, daß die Tiere auf eine entstehende Druckdifferenz reagieren. So beginnen Pseudopodien (z. B. von Amöben nach Jennings), wenn sie leise einen Gegenstand berühren, sich demselben anzuschmiegen, das Tier haftet an der Unterlage. Das gilt auch für Ciliaten, deren Wimperschlag durch Berührung mit einem festen Gegenstand sistiert wird, so daß die Tiere wie festgebannt bewegungslos verharren und dadurch sogar direkt geschützt werden können. Nach den Untersuchungen von Pütter können die „Kontaktreize“ sogar die Wirkungen von thermischen und galvanischen Reizen aufheben, indem Tiere, welche auf die letzteren Reize hin sogleich davonschwimmen würden, infolge des Kontaktreizes festgebannt bleiben, so daß sie bei steigender Temperatur eventuell absterben. Bei Paramäcien allerdings überwindet bei 37° C die ungeheuer gesteigerte Wimperbewegung den Kontaktreiz; die Tiere reißen sich los und schwimmen davon.

Druckdifferenz kommt auch in Flüssigkeitsströmen in Betracht; bekanntlich ist die Folge einer solchen Reizwirkung, daß die Plasmodien von Myxomyceten dem Strom entgegenwandern. Das gleiche wird für verschiedene der aus Stroh- und Heuinfusen gezüchteten Amöben angegeben, von denen ich vermute, daß sie nur Entwicklungszustände von Myxomyceten seien. Lühe hat darauf aufmerksam gemacht, daß für manche Blutparasiten, welche durch blutsaugende Arthropoden übertragen werden, eine derartige Reizbarkeit wahrscheinlich sei, da sie zum Zweck der Infektion dem gesaugten Blutstrom entgegen schwimmen müßten. Doch scheint mir kaum annehmbar, daß solche Formen wirklich während des Saugens übertragen werden; sie werden wohl vielmehr im Anfang oder in Pausen des Saugaktes mit dem Speichel in die Wunde gespritzt werden.

Druckdifferenz ist es auch, welche, wie die Untersuchungen von Jensen zeigen, die Reizquelle bei den Wirkungen der Schwerkraft auf die Protozoen darstellt. Während manche Protozoen — in eine mit Wasser gefüllte, senkrecht aufgestellte Röhre gebracht — den Boden aufsuchen, steigen andere an die Oberfläche und bleiben dort. Daß dabei die einen Orte höheren, die anderen Orte niederen Druckes aufsuchen, dürfen wir nach Jensens Versuchen annehmen, welcher

Paramäcien auf der Zentrifuge untersuchte. Diese Infusorien halten sich in Kulturgefäßen stets in der Nähe der Oberfläche. Bei nicht zu schnellem Drehen der Zentrifuge sammeln sie sich am zentralen Ende der Röhre, also im Gebiet niederen Druckes.

Diese Reizbarkeit durch die Schwerkraft ist besonders wichtig für alle schwebenden Formen, wovon wir im biologischen Kapitel spezielle Beispiele kennen lernen werden. Bei solchen spielen eventuell Tropfen leichterer Substanzen (Oele) oder schwere Exkretkristalle etc. eine Rolle, die derjenigen der Statocysten der Metazoen vergleichbar ist.

---

Starke einseitige mechanische Reize wirken umgekehrt, wie die angeführten leichten Reize. Die Protozoen entfernen sich von der Reizquelle: Amöben sistieren ihre Bewegung und strecken ihre Pseudopodien in abgewandter Richtung aus, häufig nicht direkt entgegengesetzt, sondern in einem Winkel zur früheren Bewegungsrichtung. Flagellaten und Ciliaten springen vielfach zurück und bewegen sich in einer Richtung, welche sie jedenfalls von der Reizquelle wegführt (Näheres s. unten S. 136).

## Elektrische Reize.

Galvanische Ströme, welche man durch Flüssigkeiten leitet, in denen sich Protozoen befinden, haben auf dieselben eine eigenartige Wirkung. An der Eintrittsstelle wie an der Austrittsstelle, also an der Anode und an der Kathode, äußern sich Reizwirkungen. Diese sind offenbar je nach stofflicher Zusammensetzung und Organisation der Tiere sehr verschiedenartig. Meist tritt an der Anode eine Kontraktion, an der Kathode vielfach eine Expansion ein. Doch lassen sich scheinbar vorläufig keine allgemeinen Regeln aufstellen.

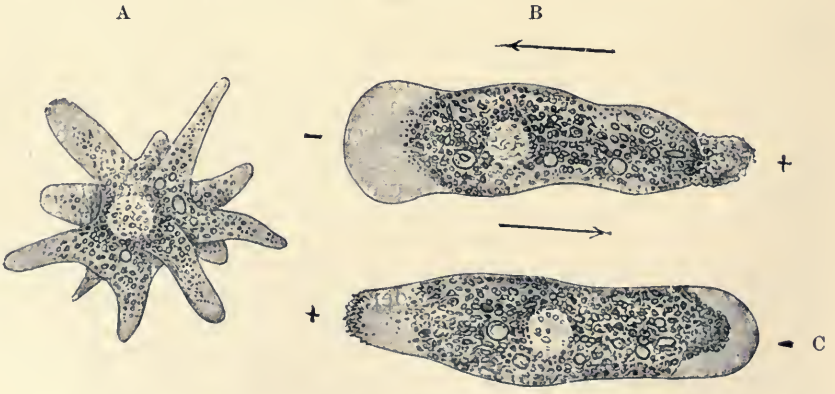



Fig. 135. Amoeba proteus unter dem Einfluß des galvanischen Stromes. A Ungereizte Amöbe mit vielen Pseudopodien. B Reaktion auf Schließung des Stromes. C Reaktion auf Wendung des Stromes. Die Pfeile geben die Kriechrichtung des Tieres, das Zeichen + die Anode, — die Kathode an. (Nach Verworn.)

Die Lokomotion der Tiere wird in auffallendster Weise durch die Stromrichtung beeinflußt. Paramäcien schwimmen zur Kathode, ebenso kriechen Amöben zur Kathode. Flagellaten wie Polytoma uvella

schwimmen zur Anode, das Infusor Spirostomum ambiguum stellt sich transversal zur Stromrichtung und verharrt in dieser Einstellung unter Zuckungen am Ort, solange der Strom geschlossen ist.

Für unseren Zweck müssen diese kurzen Andeutungen genügen. Weitere Einzelheiten finden sich bei Verworn und Jennings, welche auch die Literatur zitieren. Von besonderer Bedeutung für die Bewegungsphysiologie der Protozoen sind die Beobachtungen Pütters, welcher die interessanten Erscheinungen untersucht hat, welche sich aus dem Zusammenwirken der galvanischen Reize mit Kontaktreizen ergeben. Sehr wichtig sind ferner für die Beurteilung des ganzen Phänomens die Arbeiten von Wallengren und von Statkewitsch.

### 3. Die Reizempfindlichkeit der Protozoen.

Die Einflüsse der geschilderten Reize auf die Bewegungen der Protozoen haben zu vielen Erörterungen Anlaß gegeben. Im Zusammenhang mit den wichtigen Entdeckungen der Botaniker über die „Tropismen“ der höheren Pflanzen hat man sie als Anzeichen für eine direkte Beeinflussung der Tiere durch „Richtungsreize“ gehalten. Tatsächlich besteht eine weitgehende Uebereinstimmung in den Reizerscheinungen bei Pflanzen und bei niederen Tieren: es erfolgt durch einen einseitig wirkenden Reiz eine „Orientierung“ der Organismen, welche durchaus einen automatischen Eindruck macht. Große Scharen von Protozoen, welche sich regellos umherbewegten, werden durch einseitig auffallendes Licht oder einen anderen einseitig wirkenden Reiz an eine Stelle versammelt und dort beisammen gehalten: ein ganz analoger Anblick, wie er durch ein von oben verdunkeltes Beet voll junger Pflanzen dargeboten wird, welche dem von einer Seite einfallenden Licht ihre Keimblätter sämtlich zukehren. So hat man dann in Analogie zu den Tropismen der Pflanzen die zum Reiz orientierten Bewegungen der Tiere auch als Tropismen bezeichnet, später sie aber mit den gleichartigen Bewegungen von Schwärmsporen, Spermatozoen, freibeweglichen Pflanzen von den Tropismen der festgewachsenen Pflanzen als Taxien unterschieden. Man hat in der Folge nach den Reizen unterschieden (wobei man, je nachdem der Reiz eine Bewegung gegen die Reizquelle oder von ihr weg verursachte, positive und negative Taxien unterschied):

1) Chemotaxis (inkl. Osmotaxis).
2) Phototaxis.
3) Thermotaxis.
4) Barotaxis (inkl. Geotaxis, Thigmotaxis und Rheotaxis).
5) Galvanotaxis.

Wenn wir also oben gesehen haben, daß Euglena der Lichtquelle in der Richtung der Lichtstrahlen zuschwimmt, so wurde dies als positive Phototaxis bezeichnet. Bei bedeutender Steigerung der Lichtintensität schwimmt Euglena jedoch von der Lichtquelle weg: negative Phototaxis hat sich eingestellt. Diese bequeme Terminologie wendet man für das ganze Gebiet der durch Reize gerichteten Bewegungen an. Für ebenso einheitlich, wie man es durch die Terminologie ausdrückte, hielt man auch den kausalen Zusammenhang bei diesen Erscheinungen.

Man dachte sich zunächst die taktischen Bewegungen bedingt dadurch, daß der einseitig auffallende Reiz die Bewegungsorgane der

getroffenen Seite des Tieres zu besonders gearteten Bewegungen veranlasse, welche das Tier mit seinem Vorderende zur Reizquelle oder von ihr abwendeten. In dieser Weise wirkt jedenfalls der vom galvanischen Strom auf die Organismen ausgeübte Reiz. Und nach der Annahme von Pfeffer, Verworn, Loeb u. a. wirken die übrigen Reize auf andere Mikroorganismen in einer analogen Weise.

Neuere Forschungen haben jedoch gezeigt, daß ein Faktor, der früher schon von Loeb u. a. beobachtet worden war, einen sehr wesentlichen Einfluß für die Orientierung der Tiere im Verhältnis zu einer Reizquelle besitzt. Es ist dies — wie vor allem aus Untersuchungen von Jennings, Rothert u. a. hervorgeht — die „Unterschiedsempfindlichkeit“ für verschiedene Reizintensitäten.

Infolge solcher Unterschiedsempfindlichkeit für die chemische Zusammensetzung des Mediums schreckt ein Tier, wenn es aus einem Medium in ein anderes übertritt, welches eine andere chemische Zusammensetzung hat, zurück, wenn der Unterschied ein derartiger ist, daß er auf das Tier überhaupt einen Einfluß besitzt. Jennings hat für Paramaecium, Oxytricha, Stentor, für Euglena, Cryptomonas etc. genau untersucht, wie sich das einzelne Individuum so gearteten Reizen gegenüber verhält. Er hat festgestellt, daß die von einem abstoßenden Reiz betroffenen Tiere sich durchaus nicht vollkommen umdrehen und von der Reizquelle wegschwimmen, als ob von dort ausgehende parallele Strahlen sie bewegten, sondern daß sie in der Schreckbewegung ein Stück zurückfahren, dann aber in einem Winkel schief vorwärts weiterschwimmen. Wiederholt sich diese Schreckbewegung mehrmals hintereinander, so kann das Tier natürlich vollkommen gegen die ursprüngliche Bewegungsrichtung gedreht erscheinen. Der Effekt entspricht vollkommen der theoretischen Annahme der „negativen Chemotaxis“, aber der Weg, auf welchem dieser Erfolg erreicht worden ist, stimmt in seinen Etappen nicht mit der Theorie überein.

Es reagiert vielmehr das Protozoon immer in derselben Weise, einerlei von welcher Seite der Reiz das Tier trifft: eine Oxytricha z. B. zuckt nach rechts herum, einerlei ob der Reiz von links oder von rechts, von vorn oder von hinten das Tier trifft. Die Form der Schreckbewegung und ihre Richtung ist vorausbestimmt durch die Körperform des Tieres, die Stellung und die Bewegungsrichtung der Cilien etc. Also innere Faktoren, die Organisation, bestimmen den Reizerfolg, derselbe ist nicht oder doch erst in zweiter Linie von besonderen Qualitäten des Reizes bedingt.

Alle Reize wirken nach dieser Vorstellung in gleicher Weise auf das Tier. Auch der Effekt, den man in der Regel der „positiven Chemotaxis“ zuschreibt, ist nach Jennings auf demselben Weg erzielt, indem die Tiere bei ihrem rastlosen gelegentlichen Umherschwimmen in die scheinbar anziehend wirkende Lösung geraten und dann nicht mehr herauskommen, indem sie an der Grenze gegen das gewöhnliche Medium zurückschrecken.

Hat man z. B. nach der Methode von Jennings (s. oben S. 127) einen Tropfen einer die Paramäcien sammelnden Flüssigkeit (Lösung eines schwach sauren Salzes; ähnlich wirkt nach Nowikoff Schilddrüsen- und Nebennierenextrakt in bestimmter Konzentration) unter das Deckglas gebracht und beobachtet man die umherschwimmenden Paramäcien, so bemerkt man, daß sie zunächst fortfahren, regellos um-

herzuschwimmen und keinen richtenden Einfluß durch die diffundierende Flüssigkeit erfahren. Alle Individuen aber, welche auf ihren rastlosen Wanderungen zufällig in den Tropfen der Salzlösung geraten, bleiben in ihr wie in einer Falle gefangen. Die Fig. 136 zeigt den Bewegungsvorgang, welcher der Erscheinung zugrunde liegt. Das Tier reagiert auf den Eintritt in den Tropfen gar nicht; sobald es aber, in der Sekante hindurchschwimmend, den jenseitigen Rand des Tropfens erreicht hat, macht sich die Unterschiedsempfindlichkeit geltend. Es erfolgt die Schreckbewegung rückwärts mit gleichzeitiger typischer Drehung des Körpers. Dann folgt erneutes Vorwärtsschwimmen wiederum bis zum Tropfenrand, Schreckbewegung, Rückwärtsschwimmen, Drehung etc. und so fort, bis durch die Diffusion die Differenz am Tropfenrand für das Tier „unwahrnehmbar“ wird.

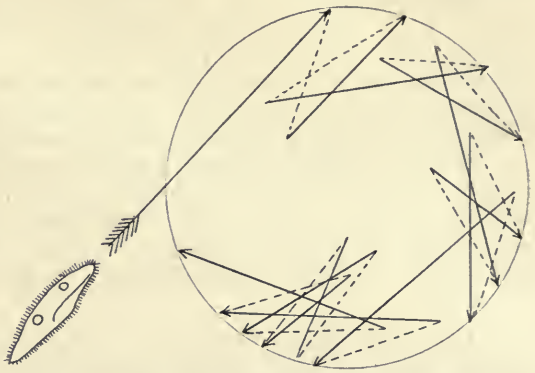


Fig. 136. Die Schwimmbewegungen von Paramaecium in einer scheinbar chemotaktisch wirkenden Lösung. Die Pfeile geben die Richtung beim Vorwärtsschwimmen, die punktierten Linien die beim Zurückschrecken rückwärts schwimmend zurückgelegten Strecken. (Nach Jennings aus Lang.)

Ist die Lösung zu konzentriert, so erfolgt auf Grund der gleichen Erscheinungen eine Ansammlung der Tiere in einem Ring, der von der Region der optimalen Konzentration eingenommen wird, in dem die Tiere sowohl gegen die zu große als auch gegen die zu geringe Konzentration die Schreckbewegung ausführen. Naturgemäß erweitert sich dieser Ring immer mehr, je weiter die Diffusion nach außen fortschreitet. (Vgl. hierzu auch die Fig. 131 B—E auf S. 127.)

Jennings hat gezeigt, daß sich in ähnlicher Weise Temperaturfallen und Lichtfallen für die Tiere einrichten lassen. Seine Beobachtungen, sowie diejenigen von Rothert zeigen, daß das Verhalten auf „Richtungsreize“ sich jedenfalls nicht bei allen Organismen so einfach erklären läßt, wie es die „Tropismentheorie“ der tierischen Reaktionen voraussetzt.

Nach dem gegenwärtigen Stand der Untersuchungen müssen wir feststellen, daß galvanische Ströme auf viele Organismen direkt die Bewegung richtend wirken. Aber auch da kommt nach Wallengren vielfach der spezifische Umdreh- und Schwimmmechanismus des betreffenden Protozoons als wesentliches Erklärungsmoment für die Bewegungsrichtung in Betracht. Für die übrigen Reize ist nachgewiesen, daß bei einer ganzen Reihe von Organismen der scheinbar direkt richtende Einfluß der einseitig wirkenden Reize auf einen einfachen automatisch wirkenden Mechanismus zurückzuführen ist. Ob bei anderen Formen direkte Taxien vorkommen, ist nicht mit der gleichen Sicherheit nachgewiesen, erscheint mir aber wahrscheinlich. Ich glaube annehmen zu dürfen, daß die Art der Reaktion eines Organismus von der Höhe resp. Kompliziertheit seiner Organisation abhängt.

Eine Amöbe mit ihrem apolaren Formwechsel, ihrer inkonstanten Körperform, dem flüssigen Plasma ohne feste Differenzierungen reagiert anders, als ein Infusor mit konstanter Eigenform, mit festgelegtem Bewegungstypus, mit starrer Oberfläche, bei welchem die Aenderungen der Plasmaoberflächenspannung und der chemischen Aenderungen im Innern erst auf Umwegen zur Wirkung gelangen. Trotz dieses Umweges kann bei ihnen infolge des Vorhandenseins von spezifischen Differenzierungen die Reaktion viel prompter erfolgen, als bei den Amöben.

Wir werden also auch bei den Protozoen noch fernerhin zwischen topischen Orientierungsbewegungen, bei denen das Tier sich symmetrisch in ein Kraftfeld einstellt (z. B. Galvanotaxis), und phobischen Orientierungsbewegungen, bei denen es durch Unterschiedsempfindlichkeit an der Grenze zwischen zwei verschieden beschaffenen Regionen zurückschreckt, unterscheiden dürfen.

Zwischen diesen beiden Extremen gibt es alle möglichen Uebergänge, welche bei der Beurteilung der Experimente berücksichtigt werden müssen. Und solche Experimente werden noch in großer Zahl gemacht werden müssen, ehe die Probleme alle gelöst sind, welche die geordneten Bewegungen der Protozoen uns darbieten.

---

Die durch Reize ausgelösten Bewegungen der Protozoen sind im allgemeinen für deren natürliche Existenz zweckmäßig: sie führen sie zu den für ihr Leben notwendigen Gegenständen und entfernen sie aus dem Bereich von Schädigungen. Unter Bedingungen, welchen die Protozoen natürlicherweise selten oder gar nicht ausgesetzt sind, sehen wir sie bei Experimenten aber gerade infolge ihrer Reaktionen zugrunde gehen. So werden manche nicht nur zu Substanzen ohne Nährwert hingezogen, sondern sie werden sogar von Lösungen angezogen, welche entweder schädlich oder gar tödlich sind, z. B. von salizylsaurem Natron, Morphium, ferner 20 % Rohrzuckerlösung, 10 % Glyzerin, 10 % Fleischextrakt, 10 % Kaliumacetat, etc. Ebenso eigenartig ist die Tatsache, daß Paramäcien, wenn sie durch Thigmotaxis an einem Gegenstand haften und man in ihrer Nähe einen Tropfen einer ihnen schädlichen Substanz diffundieren läßt, nicht etwa davonschwimmen, sondern automatisch die für sie festgelegte nach rückwärts gerichtete Schreckbewegung ausführen. Diese führt sie in die konzentrierte Lösung der für sie tödlichen Substanz hinein.

---

## Wichtigste Literatur
zum Kapitel
## Allgemeine Physiologie der Protozoen.

### 1. Lehr- und Handbücher.

65. *Biedermann, O., Stoffwechsel, in: Winterstein, Handbuch der vergleichenden Physiologie. Jena.*
66. *Fürth, O. v., Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903.*
67. *Jennings, H. S., Behavior of the lower animals. New York 1906. Auch deutsch unter dem Titel: Das Verhalten der niederen Tiere. Leipzig 1914.*

68. **Jordan,** *Lehrbuch der vergleichenden Physiologie der wirbellosen Tiere. Vol. 1. Stoffwechsel. Jena 1913.*
69. **Loeb, J.,** *Vorlesungen über Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1908.*
70. **Oltmanns, F.,** *Morphologie und Biologie der Algen. Vol. 2. Jena 1905.*
71. **Pfeffer, W.,** *Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Leipzig 1900—1904.*
72. **Pütter,** *Lehrbuch der vergleichenden Physiologie. Jena 1913.*
73. **Verworn, M.,** *Allgemeine Physiologie. 4. Aufl. Jena 1907.*

*Ferner No. 1 der Liste auf S. 72.*

## 2. Ernährung.

74. **Driesch, H.,** *Die organischen Regulationen.*

### *a) Holophytische Ernährung.*

75. **Bütschli, O.,** *Beiträge zur Kenntnis des Paramylons. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 7. 1906. p. 197. (Daselbst ist weitere Literatur zitiert.)*
76. **Engelmann, Th. W.,** *Ueber tierisches Chlorophyll. Pflügers Arch. f. d. gesamte Physiologie. Vol. 32. 1883. p. 80.*
77. **Frank, A. B.,** *Kultur und chemische Reizerscheinungen der Chlamydomonas tingens. In: Bot. Zeitg. Vol. 62. 1904.*
78. **Khawkine, W.,** *Recherches biologiques sur l'Astasia ocellata et l'Euglena viridis. In: Ann. d. Sci. nat. Zool. Sér. 6. Vol. 19. 1885 und Sér. 7. Vol. 1. p. 319.*
79. **Klebs, G.,** *Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. In: Unters. a. d. Botan. Inst. Tübingen. Vol. 1. 1883. p. 233.*
80. **Lauterborn, R.,** *Protozoenstudien. II. Paulinella chromatophora, ein beschalter Rhizopode des Süßwassers mit blaugrünen chromatophorenartigen Einschlüssen. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 59. 1895. p. 537.*
81. — *Protozoenstudien. IV. Flagellaten aus dem Gebiet des Oberrheins. Ibid. Vol. 65. 1899. p. 369.*
82. **Reichenow, E.,** *Untersuchungen an Haematococcus pluvialis nebst Bemerkungen über andere Flagellaten. In: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt. Vol. 33. 1909. p. 1.*
83. **Ternetz, Ch.,** *Beiträge zur Morphologie und Physiologie von Euglena gracilis Klebs. In: Jahrb. wiss. Bot. Vol. 51. 1912. p. 435.*
84. **Zumstein, H.,** *Zur Morphologie und Physiologie der Euglena gracilis Klebs. In: Pringsheims Jahrb. Vol. 34. 1900. p. 176.*

*Dazu ferner No. 1, 61, 69 der Liste auf S. 72. — No. 70, 71 dieser Liste.*

### *b) Symbiose mit Algen.*

85. **Brandt, K.,** *Die Färbung lebender einzelliger Organismen. In: Biol. Centralbl. Vol. 1. 1881. p. 202.*
86. — *Die morphologische und biologische Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren. 1. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1882. p. 125. 2. Mitteil. Zool. Stat. Neapel. 1883. p. 191.*
87. **Doflein, F.,** *Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien. In: Arch. Protistenk. Suppl.-Bd. 1907. p. 250.*
88. **Famintzin, A.,** *Beiträge zur Symbiose von Algen und Tieren. In: Mém. de l'Acad. Imp. des Scienc. de St. Pétersbourg. 1 und 2 in Vol. 36. 1889. p. 1; 3 in Vol. 38. 1891 der 7. Sér. (No. 4. 1892.)*
89. **Gruber, A.,** *Ueber Amoeba viridis Leidy. In: Zool. Jahrb. Suppl. Vol. 7. 1904. Festschr. f. Weismann. p. 67.*
90. **Le Dantec, F.,** *Recherches sur la symbiose des algues et des protozoaires. Ann. de l'Inst. Pasteur. Vol. 6. 1892. p. 190.*
91. **Schaudinn, F.,** *Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium Sieboldi. In: Anh. z. d. Abh. d. Kgl. preuß. Akad. Wiss. Berlin. 1899. p. 1.*
92. **Schewiakoff, W.,** *Bemerkung zu der Arbeit von Prof. Famintzin über die Zoochlorellen. Biol. Centralbl. Vol. 11. 1891. p. 475.*
93. **Winter, F.,** *Zur Kenntnis der Thalamophoren. 1. Untersuchung über Peneroplis pertusus (Forsk.). In: Arch. Protistenk. Vol. 10. 1907. p. 1.*

*c) Holozoische Ernährung.*


94. **Čelakovsky, L. jun.**, *Ueber die Aufnahme lebender und toter verdaulicher Körper in die Plasmodien von Myxomyceten. In: Flora. Ergänzungsband. 1892. p. 242.*
95. **Fabre-Domergue, P.**, *Recherches anatomiques et physiologiques sur les Infusoires ciliés. In: Ann. d. Scienc. nat. Zoologie. Vol. 5. 1888.*
96. **Greenwood**, *On the digestive process of some Rhizopods. I. In: Journ. of Physiol. Vol. 7. 1886. p. 253.*
97. — *On the digestive process of some Rhizopods. II. In: Journ. of Physiol. Vol. 8. 1887. p. 263.*
98. — *On the constitution and the mode of formation of „food-vacuoles" in Infusoria etc. Philos. Transact. Roy. Soc. London. 1894. p. 185.*
99. **Greenwood** *and* **Saunders**, *On the role of acid in protozoan digestion. In: Journ. of Physiol. Vol. 16. 1894. p. 441.*
100. **Grosse-Allermann, W.**, *Studien über Amoeba terricola Greeff. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 17. 1909. p. 203.*
101. **Hartog** *and* **Dixon**, *On the digestive ferments of a large Protozoon. In: Rep. Brit. Assoc. Vol. 63. 1893. p. 801.*
102. **Hemmeter**, *On the role of acid in the digestion of certain Protozoa. In: The Amer. Nat. Vol. 30. 1896. p. 619.*
103. **Jennings, H. S.**, *The movements and reactions of Amoeba. In: Contributions to the study of the behaviour of lower organisms. Washington. Carnegie Inst. 1904.*
104. **Krukenberg**, *Ueber ein peptisches Ferment im Plasmodium der Myxomyceten. In: Unters. Physiol. Inst. Heidelberg. Vol. 2. 1878. p. 273.*
105. — *Vergleichend-physiologische Vorträge. Leipzig 1886. p. 48.*
106. **Lister**, *in: Ann. of Bot. Vol. 2. 1880—1889. p. 89 (zitiert nach Fürth).*
107. **Meissner**, *Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protisten. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 46. 1888. p. 498.*
108. **Metalnikoff, S.**, *Ueber die intracelluläre Verdauung. In: Bull. Acad. St. Pétersbourg. Vol. 19. 1903. p. 187.*
109. **Metalnikoff, S.**, *Contribution à l'étude de la digestion intracellulaire chez les Protozoaires. In: Arch. Zool. expér. 5. Sér. Vol. 9. (Vol. 49). 1912. p. 373.*
110. **Metschnikoff, E.**, *Recherches sur la digestion intracellulaire. In: Ann. Inst. Pasteur. 1889. p. 25.*
111. **Mouton, H.**, *Recherches sur la digestion chez les Amibes et sur leur diastase intracellulaire. Thèse prés. à la Fac. de Scienc. Paris. Sceaux. Imprimerie Charaire. 1902.*
112. **Neresheimer, E.**, *Ueber vegetative Kernveränderungen bei Amoeba Dofleini. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 6. 1905. p. 147.*
113. **Nirenstein, E.**, *Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protisten. In: Zeitschr. f. allg. Physiol. Vol. 5. 1905. p. 433.*
114. — *Ueber Fettverdauung und Fettspeicherung bei Infusorien. In: Zeitschr. f. allg. Phys. Vol. 10. 1909. p. 137.*
115. **Prowazek, S. v.**, *Vitalfärbungen mit Neutralrot an Protozoen. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 63. 1897. p. 187.*
116. **Rhumbler, L.**, *s. No. 41 der Liste S. 74.*
117. — *Die verschiedenartigen Nahrungsaufnahmen bei Amöben als Folge verschiedener Colloidalzustände ihrer Oberflächen. In: Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 30. I. 1910. p. 194.*
118. **Schaeffer, A.**, *Selection found in Steutor coeruleus. In: Journ. exp. Zool. Vol. 8. 1910.*
119. **Stanlewicz, W.**, *Etudes expérimentales sur la digestion de la graisse dans les infusoires ciliés. In: Bull. Acad. Scienc. Cracovie. Cl. math. et nat. Ser. B. 1910. p. 199.*
120. **Stolc, A.**, *Beobachtungen und Versuche über die Verdauung und Bildung der Kohlehydrate bei einem amöbenartigen Organismus, Pelomyxa palustris. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 68. 1900. p. 625.*
121. **Verworn, M.**, *Psychophysiologische Protisteustudien. Jena 1889.*
122. **Wortmann**, *bei de Bary, Vergl. Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien. Leipzig 1884. p. 487.*


*Außerdem No. 1, 6, 7, 38, 41, 43, 60, 61 der Liste auf S. 72 und No. 66, 73 dieser Liste.*

### 3. Atmung.

123. **Barrat, J. O. W.**, *Die Kohlensäureproduktion von Paramaecium aurelia. In: Zeitschr. f. allg. Physiol. Vol. 5. 1905. p. 66.*
124. **Loehner, L.**, *Vergleichende Untersuchungen über Erstickung, Wärmelähmung und Narkose mit Protozoen. In: Zeitschr. f. allg. Physiol. Vol. 15. 1913. p. 199.*
125. **Pütter, A.**, *Die Atmung der Protozoen. In: Zeitschr. f. allg. Physiol. Vol. 5. 1905. p. 566.*
126. **Ritter, G.**, *Abhängigkeit der Plasmaströmung und Geißelbewegung vom freien Sauerstoff. In: Flora. Vol. 86. 1899. p. 329.*
127. **Weinland, E.**, *Ueber Kohlehydratzersetzung ohne Sauerstoffaufnahme bei Ascaris, ein tierischer Gärungsprozeß. In: Zeitschr. f. Biol. Vol. 42. 1901. p. 55.*

*Dazu ferner No. 1 (S. 73) und No. 73 (S. 139).*

### 4. Reservestoffe.

128. **Borgert, A.**, *Ueber Erscheinungen fettiger Degeneration bei tripyleen Radiolarien. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 16. 1909. p. 1.*
129. **Bütschli, O.**, *Notiz über das Vorkommen einer dem Amyloid verwandten Substanz in einigen niederen Tieren. In: Arch. f. Anat. u. Physiol. 1870. p. 362.*
130. — *Bemerkungen über einen dem Glykogen verwandten Körper in den Gregarinen. In: Zeitschr. f. Biol. Vol. 21. 1885. p. 603.*
131. **Certes, A.**, *Sur la glycogenèse chez les Infusoires. In: Compt. rend. Ac. Paris. Vol. 90. 1880. p. 77.*
132. **Maupas, E.**, *Sur la glycogène chez les Infusoires ciliés. In: Compt. rend. Ac. Paris. Vol. 101. 1885. p. 1504.*
133. — *Sur les granules amylacées du cytosoma des Grégarines. Ibid. Vol. 102. 1886. p. 120.*
134. **Meyer, Arth.**, *Orientierende Untersuchungen über Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins. In: Botan. Ztg. Vol. 62. 1904. p. 113.*
135. **Reichenow, E.**, *Untersuchungen an Haematococcus pluvialis. In: Arb. a. d. Kais. Ges.-Amte. Vol. 33. 1909. p. 1.*

*Dazu noch die Angaben in No. 1 (S. 73), No. 65, 70, 71, ferner No. 73, 79, 113, 117 und 125 (S. 139, 140 und 141).*

### 5. Exkretion.

136. *Siehe Literaturzusammenstellung in Fürth. p. 269 (s. No. 65 dieser Liste).*
137. **Burian, R.**, *Die Exkretion, in: Winterstein, Handb. d. vergl. Physiol. Vol. 2. Jena 1910.*
138. **Degen, A.**, *Untersuchungen über die kontraktile Vakuole und die Wabenstruktur des Protoplasmas. In: Bot. Zeitg. Vol. 63. Abt. 1. 1905. p. 163 ff.*
139. **Kanitz, A.**, *Der Einfluß der Temperatur auf die pulsierenden Vakuolen der Infusorien und die Abhängigkeit biologischer Vorgänge von der Temperatur überhaupt. In: Biol. Centralbl. Vol. 27. 1907. p. 11.*
140. **Schewiakoff, W.**, *Ueber die Natur der sogenannten Exkretkörner der Infusorien. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 57. 1894. p. 32.*
141. **Schubotz**, *Beiträge zur Kenntnis der Amoeba blattae u. A. proteus. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 6. 1905. p. 1.*
142. **Stempell, W.**, *Ueber die Funktion der pulsierenden Vakuole und einen Apparat zur Demonstration derselben. In: Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. Vol. 34. 1914. p. 437.*

*Vgl. ferner Angaben in No. 91, 93.*

### 6. Sekrete und Pigmente.

143. *Zusammenstellungen bei Fürth (No. 65), Bütschli (No. 1), Klebs (No. 55, S. 75).*

### 7. Bewegung der Protozoen.

144. **Bernstein, J.**, *Chemotropische Bewegungen eines Quecksilbertropfens. In: Arch. f. d. ges. Physiol. Vol. 80. 1900. p. 628.*
145. **Berthold, G.**, *Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.*
146. **Bütschli, O.**, *Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.*

147. **Hirschfeld, L.**, *Versuch, einige Lebenserscheinungen der Amöben physikalisch-chemisch zu erklären. In: Zeitschr. f. allg. Physiol. Vol. 9. 1909. p. 529.*
148. **Jennings, H. S.**, *The movements and reactions of Amoeba. In: Contributions to the study of the behaviour of lower organisms. Washington 1904. p. 129.*
149. **Jensen, P.**, *Untersuchungen über Protoplasmamechanik. In: Arch. f. d. ges. Physiol. Vol. 87. 1901. p. 361.*
150. — *Die Protoplasmabewegung. In: Ergebn. d. Physiol. Vol. 1. 1902. p. 42.*
151. **Kühne, W.**, *Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität. Leipzig 1864.*
152. **Quincke, G.**, *Ueber periodische Ausbreitung von Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen. In: Sitzber. K. Pr. Ak. Berlin. Vol. 34. 1888. p. 791.*
153. **Rhumbler, L.**, *Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org. Vol. 7. 1898. p. 103.*
154. — *Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhaltes. In: Zeitschr. f. allg. Physiol. Vol. 1. 1902. p. 279; Vol. 2. 1902. p. 183.*
155. **Verworn, M.**, *Die Bewegung der lebendigen Substanz. Jena 1892.*

## 8. Reize.

156. **Aderhold, R.**, *Beitrag zur Kenntnis richtender Kräfte bei der Ortsbewegung niederer Organismen. In: Jen. Zeitschr. f. Nat. Vol. 22. 1888. p. 310.*
157. **Carlgren, O.**, *Der Galvanotropismus und die innere Kataphorese. In: Zeitschr. f. allg. Physiol. Vol. 5. 1905. p. 123.*
158. **Davenport, C. B.**, and **Carmon, W B.**, *On the determination of the direction and rate of movement of organisms by light. In: Journ. of Physiol. Vol. 21. 1897.*
159. **Engelmann, Th. W.**, *Ueber Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen. In: Arch. f. d. ges. Physiol. Vol. 29. 1882. p. 387.*
160. **Francé, R.**, *Zur Morphologie und Physiologie der Stigmata der Mastigophoren. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 56. 1893. p. 138.*
161. — *Experimentelle Untersuchungen über Reizbewegungen und Lichtsinnesorgane der Algen. In: Zeitschr. f. d. Ausbau der Entwicklungslehre. Vol. 2. 1908.*
162. **Harrington, N. R.**, u. **Leaming, E.**, *The reaction of Amoeba to light of different colors. In: Amer. Journ. Physiol. Vol. 3. 1900. p. 9.*
163. **Holmes, S. J.**, *Phototaxis in Volvox. In: Biolog. Bulletin of the Marine Biolog. Labor. Woodshall. Vol. 4. 1903. p. 319.*
164. **Holt** *und* **Lee**, *Ueber Volvox. In: Amer. Journ. of Physiol. Vol. 4. (Nach Oltmanns.)*
165. **Jennings, H. S.**, *Contribution to the study of the behaviour of lower organisms. Washington. Carnegie Inst. 1904 (daselbst sind die früheren Arbeiten des gleichen Autors zitiert).*
166. **Loeb, J.**, *Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkungen. In: Arch. f. d. ges. Physiol. Vol. 66. 1897. p. 439.*
167. — *Concerning the theory of tropisms. In: Journ. of experim. Zoolog. Vol. 4. 1907. p. 151 (daselbst ist frühere Literatur des gleichen Autors zitiert).*
168. — *Tropismen, in: Winterstein, Handb. d. vergl. Physiol. Jena.*
169. **Massart, J.**, *Recherches sur les organismes inférieurs. In: Bull. de l'Acad. Belg. Sér. 3. Vol. 12. 1891.*
170. **Mast, S. O.**, *Reactions in Amoeba to light. In: Journ. exper. Zool. Vol. 9. 1910. p. 265.*
171. — *Light and the behavior of organisms. New York 1911.*
172. **Mendelssohn, Maurice**, *Recherches sur la thermotaxie des organismes unicellulaires. In: Journ. Physiol. et Pathol. gén. Vol. 4. 1902. p. 393.*
173. — *Recherches sur l'interférence de la thermotaxie avec d'autres tactismes et sur le méchanisme du mouvement thermotactique. Ibid. p. 475.*
174. — *Quelques considérations sur la nature et le rôle biologique de la thermotaxie. Ibid. p. 489.*
175. **Ostwald, Wolfg.**, *Zur Theorie der Richtungsbewegungen schwimmender niederer Organismen. In: Arch. f. d. ges. Physiol. Vol. 95. 1903. p. 23.*
176. **Oltmanns, F.**, *Ueber die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. In: Flora. Vol. 75. 1892. p. 183.*
177. — *Ueber positiven und negativen Heliotropismus. In: Flora. Vol. 83. 1897. p. 1.*
178. **Pearl, R.**, *Studies on electrotaxis. In: Amer. Journ. Physiol. 1901.*
179. **Pfeffer, W.**, *Ueber chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. In: Unters. Botan. Inst. Tübingen. Vol. 2. 1888. p. 582.*

180. **Pütter, A.,** *Studien über Thigmotaxis bei Protisten. In: Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. Suppl.-Bd. 1900. p. 243.*
181. **Radl, E.,** *Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere. Leipzig 1903.*
182. **Rothert, W.,** *Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. In: Flora. Vol. 88. 1901. p. 371.*
183. **Stahl, E.,** *Zur Biologie der Myxomyceten. In: Botan. Ztg. Vol. 40. 1884. p. 146, 162, 187.*
184. **Statkewitsch, P.,** *Galvanotropismus und Galvanotaxis der Ciliata. Mitteil. 1—4. In: Zeitschr. f. allg. Physiol. I. Vol. 4. 1904. p. 296; II u. III. Vol. 5. 1905. p. 511; IV. Vol. 6. 1907. p. 13.*
185. **Strasburger, E.,** *Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. In: Jen. Zeitschr. N. F. Vol. 12. 1878. p. 551. Auch selbständig Jena 1878.*
186. **Verworn, M.,** *Psychophysiologische Protistenstudien. Jena 1889.*
187. — *Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. In: Arch. f. d. ges. Physiol. Vol. 46. 1890. p. 281; Vol. 65. 1897. p. 47.*
188. **Wager, H.,** *On the eyespot and flagellum of Euglena viridis. In: Journ. Linn. Soc. London. Zool. Vol. 27. 1900, p. 463.*
189. **Wallengren, H.,** *Zur Kenntnis der Galvanotaxis. In: Zeitschr. f. allg. Physiol. Vol. 2. 1902. p. 341; Vol. 2. 1903. p. 516; Vol. 3. 1903. p. 22.*

*Dazu ferner die No. 1, 6, 7 des Literaturverzeichnisses auf S. 73 und die No. 65. bis 73, 77 dieses Verzeichnisses.*

# III. Die Fortpflanzung der Protozoen.

Die typische Vermehrungsweise der Protozoen ist die Zweiteilung. Wie die Zellen der Metazoen, so teilen sich die meisten Protozoenzellen unter bestimmten Bedingungen, indem aus dem einen Muttertier unter Durchschnüren des Protoplasmaleibes und des Zellkerns zwei etwa halb so große Tochtertiere hervorgehen. Im einfachsten Fall liefert die Teilung zwei dem Muttertier vollkommen ähnliche Tochtertiere, und der Fortpflanzungsakt ist damit abgeschlossen, ihm folgt eine Periode des Wachstums; in den meisten Fällen sind aber ergänzende Neubildungsvorgänge notwendig, um die Tochtertiere in allen ihren Teilen den Muttertieren ähnlich zu machen.

Das morphologische Bild der Teilung bei den Protozoen ist bedingt durch den Bau des sich teilenden Individuums; infolgedessen finden wir eine außerordentlich große Mannigfaltigkeit der Teilungserscheinungen. Prinzipiell haben wir aber immer den gleichen Vorgang festzustellen, wobei der wichtigste Unterschied in den Massenverhältnissen der Teilungsprodukte zu erblicken ist. Danach unterscheiden wir Teilung und Knospung.

Während bei der Teilung gleich große Teilungsprodukte entstehen, trennt sich bei der Knospung ein kleineres Tochterindividuum von einem größeren Mutterindividuum.

Als multiple Teilung bezeichnen wir einen Vermehrungsvorgang, bei welchem der ganze Körper eines Mutterindividuums in mehrere bis viele Tochterindividuen zerfällt.

Bei der multiplen Knospung gehen aus einem bei dem Vermehrungsvorgang zurückbleibenden Mutterorganismus mehrere bis viele in der Regel kleinere Tochterindividuen hervor.

Die Vermehrungsvorgänge führen zu ganz verschiedenen Teilungs- oder Knospungsbildern — je nachdem es sich um Protozoen mit oder ohne konstante Eigenform handelt.

Bei den Protozoen ohne konstante Eigenform geht die Vermehrung im frei beweglichen Zustand oder im ruhenden Zustand (innerhalb einer Cyste) vor sich. Als Beispiel der Zweiteilung in beweglichem Zustand wähle ich eine Teilung einer einkernigen Amöbe (Fig. 137). In der Amöbe teilt sich, während die Pseudopodienbildung ihren Fortgang nimmt, zunächst der Kern in zwei Tochterkerne. Schon während des Kernteilungsvorgangs spricht sich eine Polarität am Amöbenkörper aus, indem an zwei entgegengesetzten Polen, entsprechend der Achse der Kernteilungsfigur, lebhaftere Pseudopodienbildung beginnt,

während sie im äquatorialen Teil des Tieres sich vermindert. Nach vollzogener Kernteilung zerschnürt sich allmählich der Plasmaleib in zwei Tochterhälften, indem die beiden polaren um je einen Tochterkern angesammelten Teile mit Hilfe ihrer Pseudopodien nach verschiedenen Richtungen kriechen. Dabei bleiben sie zuletzt durch einen dünnen Plasmafaden verbunden, welcher schließlich durchreißt. Die kontraktile Vakuole gerät dabei in eine beliebige Hälfte, in der anderen bildet sich schon vor der Durchtrennung eine neue.

Manche Protozoen ohne konstante Eigenform nehmen bei der Teilung vorübergehend eine Eigenform an; ihnen schließen sich die in der Cyste sich teilenden Formen an.

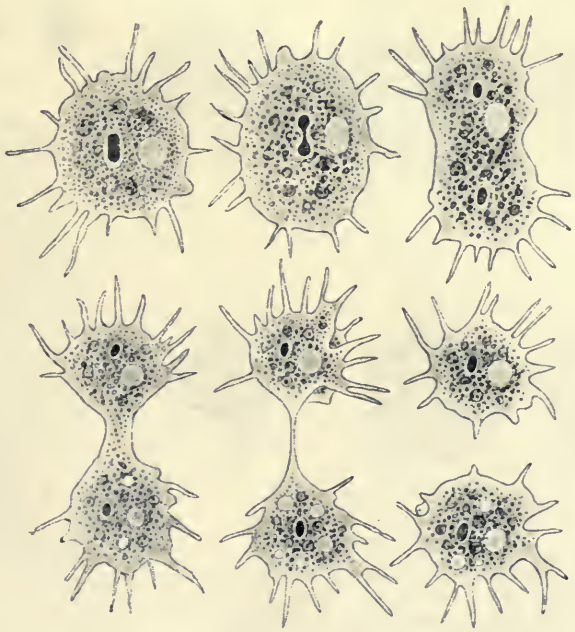


Fig. 137. 6 Stadien der Teilung von Amoeba polypodia. (Nach F. E. Schulze aus Lang.)

Die der gewöhnlichen Amöbenteilung entsprechende Form der Knospung ist z. B. bei Entamoeba histolytica beschrieben worden; sie unterscheidet sich von der Teilung nur dadurch, daß das eine Tochtertier viel kleiner ist, als das andere (vielleicht pathologischer Vorgang?).

Als Beispiel einer multiplen Teilung (ohne Encystierung) bei einem Protozoon ohne konstante Eigenform wähle ich Plasmodium vivax. In dem beweglichen Plasmakörper vermehrt sich der Kern durch Teilung; wenn eine größere Anzahl von Tochterkernen (12—24) vorhanden ist, zerfällt das Tier in entsprechend viele Sprößlinge, indem sich um jeden Kern eine Portion Plasma sondert, und indem durch von außen nach innen eindringende Furchen eine Durchtrennung erfolgt (Fig. 138).

Multiple Knospung kommt bei Rhizopoden und amöboid beweglichen Sporozoen vor. Sehr charakteristisch ist sie z. B. bei den

vielkernigen Myxosporidien. Es wölben sich da Partien des Plasmas in eigenartiger Weise vor, indem sie bruchsackartig hervorquellen. Jede solche Knospe ist mehrkernig und löst sich unter Erscheinungen los, welche den Vorgängen bei der gewöhnlichen Teilung und Knospung amöboider Organismen entsprechen (s. Fig. 140).

Die Protozoen mit konstanter Eigenform zeigen stets eine polare Differenzierung im Bau ihres Körpers. Diese Polarität ermöglicht es, bei ihnen eine Hauptachse des Körpers zu unterscheiden, welche bei den beweglichen Formen parallel ist oder zusammenfällt mit der Bewegungsachse bei geradliniger Bewegung.

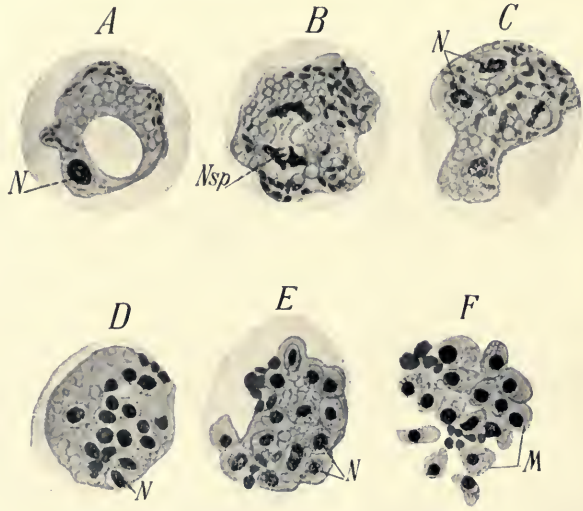



Fig. 138.

Fig. 139.

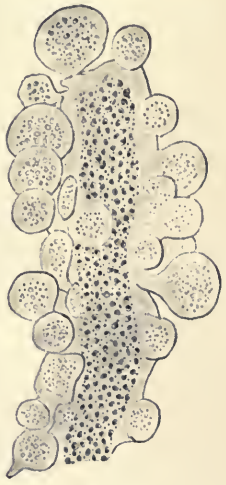


Fig. 140.

Fig. 138. Multiple Teilung bei Plasmodium vivax Gr. und F. A Einkerniges Tier. B—D Vermehrung der Kerne. E und F Teilung des Plasmaleibes. *N* Kern. *Nsp* Kernteilungsspindel. *M* Sprößling. (Nach Schaudinn.)

Fig. 139. Kerne von Plasmodium vivax. A ruhend. B Aequatorialplatte. C Tochterplatten. (Nach Schaudinn.)

Fig. 140. Myxidium Lieberkühni als Beispiel multipler Knospung. (Nach Cohn aus Lang.)

Im Verhältnis zu dieser Hauptachse kann die Zweiteilung entweder als Querteilung oder als Längsteilung erfolgen. Bei der Querteilung zerfällt der Körper in zwei Hälften, wobei die Trennungsebene senkrecht auf der Hauptachse des Körpers steht; bei der Längsteilung liegt die Hauptachse in der Teilungsebene selbst. Im ersteren Fall wird die Hauptachse halbiert, im letzteren entstehen zwei neue untereinander und mit der alten gleich lange Hauptachsen.

Die Querteilung ist allgemein verbreitet bei den Ciliaten und bei vielen Rhizopoden. Sie ist unter den niederen Mikroorganismen bei den Bakterien ganz allgemein vorherrschend.

Die Längsteilung ist die typische Teilungsform bei den Flagellaten, bei manchen Rhizopoden und besonders deren geißeltragenden Stadien.

Die Querteilung schließt sich im einfachsten Fall ziemlich eng an die oben geschilderte Zweiteilung der Protozoen ohne konstante Eigenform an. In der äußeren Erscheinung erinnert sie durchaus an den Teilungsprozeß der ebenfalls mit starrer Form ausgestatteten Bakterien. Durch eine Querfurche erfolgt die Zerlegung in zwei Tochtertiere, wobei Protoplasma- und Kernmaterial des Muttertieres auf beide verteilt wird (Fig. 141). Der Vorgang wird aber kompliziert, wenn das Tier in seinem Bau eine polare Differenzierung aufweist.

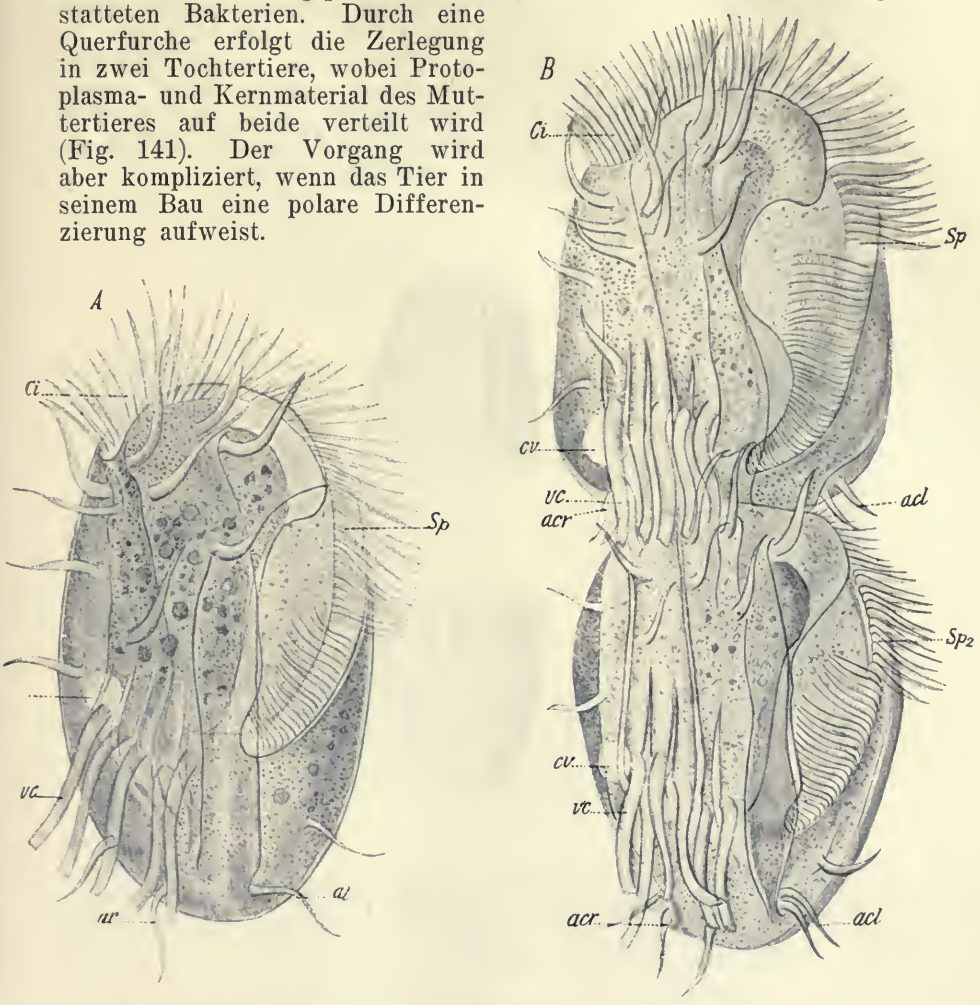



Fig. 141 A und B. Euplotes harpa. A Erwachsenes Tier. B Teilungsstadium. *Ci* Cirren. *Sp* adorale Spirale. $Sp_2$ die neugebildete Spirale des hinteren Tieres. *cv* kontraktile Vakuole. *Vc* ventrale Cirren. *ar* Randcirren der rechten Seite. *al* Randcirren der linken Seite. *acr, acl* dieselben zum Teil bei der Teilung neugebildet. (Nach Wallengren.)

Schon bei den Amöben sahen wir, daß das eine Tochtertier eine neue Vakuole bilden mußte. Bei den polar differenzierten Protozoenkörpern muß nach der Querteilung viel mehr neugebildet werden: das eine Tier muß ein neues Vorderende und das andere ein neues Hinterende bilden. Und je nach der Höhe der Differenzierung kann sich der Neubildungsvorgang auf eine große Anzahl kompliziert gebauter Organellen erstrecken: kontraktile Vakuole, Mundöffnung mit

ihren Hilfsapparaten, Bewegungsorganellen der verschiedensten Art, Panzer- oder sonstige Skelettbildungen usw. Zur Veranschaulichung diene die Abbildung von Euplotes harpa, einem kompliziert gebauten hypotrichen Infusor (Fig. 141). Nach Calkins erfolgt die Neubildung einzelner Teile, z. B. bei Uronychia transfuga, während der Hauptkern sich noch im Stadium der Kondensierung (vgl. S. 162) befindet.

Zu diesen Neubildungsprozessen kommen aber ferner noch sehr eigenartige Resorptions- und Umschmelzungsvorgänge, durch welche alte Organellen eingeschmolzen und neugebildet werden, und zwar in derart verkleinerten Dimensionen, daß sie zur Größe der kleiner gewordenen Tochtertiere im richtigen Verhältnis stehen.

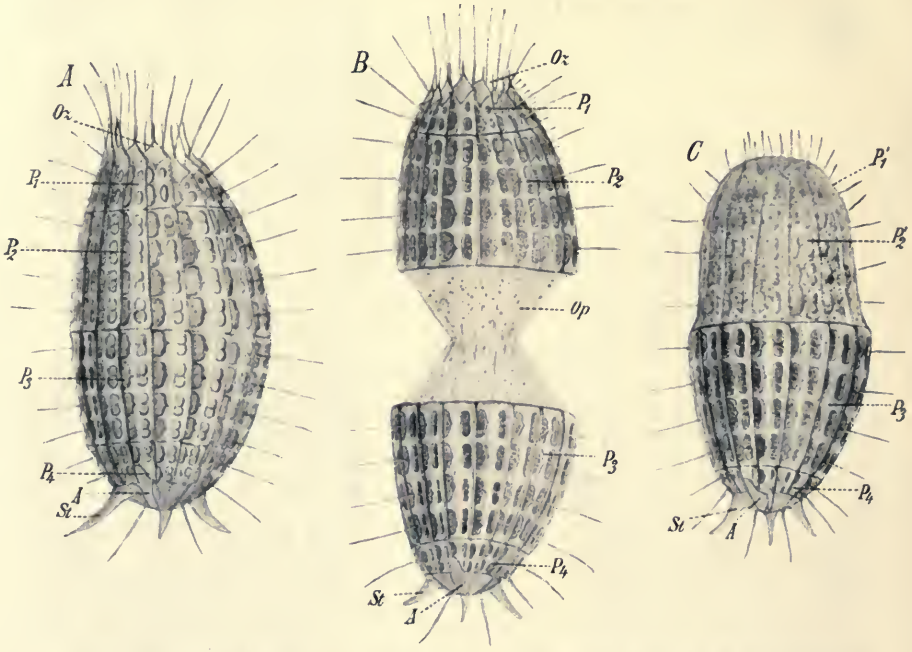



Fig. 142. Coleps hirtus, Teilungsstadien. A Ruhendes Tier. B Mittleres Stadium der Teilung mit nacktem Ektoplasma an den neu zuwachsenden Stellen. C Tochtertier, bei welchem in der neugebildeten Hälfte die pellicularen Differenzierungen sich allmählich bilden. *Oz* Oralzähne. *A* Cytopyge. *St* Stacheln. $P_1$—$P_4$ die vier Reihen der Panzerplatten. (Original nach dem lebenden Objekt.)

Wir sehen, daß die Fortpflanzung durch Zweiteilung bei den Protozoen ein sehr komplizierter Prozeß sein kann, welcher dem Verständnis viel größere Schwierigkeiten bereitet, als man früher glaubte.

Einen bedeutenden Einfluß auf den Ablauf der Teilung hat die Beschaffenheit der Körperhülle. Wenn eine zum lebenden Körper gehörige Hülle z. B. in Form einer Pellicula vorhanden ist, so wird diese mit dem Zellleib geteilt und an den Stellen, an denen sie infolge des Teilungsvorganges fehlt, ergänzt. Ein geeignetes Bild dieser Erscheinung bietet die Teilung des gepanzerten Infusors Coleps hirtus, dessen Panzer eine pelliculare Bildung ist. Da werden von den vier Reihen von Panzerplatten je zwei auf jedes Tochtertier verteilt, und die fehlenden werden dann neugebildet (Fig. 142 A—C).

Bei Formen mit Schalenbildung oder leblosem Außenskelett muß bei der Teilung ein anderer Weg eingeschlagen werden. Bei den Thekamöben z. B. strömt ein Teil des Körperplasmas aus der Schalenöffnung hervor und bildet eine neue Schale. Besteht dieselbe aus fein verteiltem organischen Material, so entsteht sie durch einen

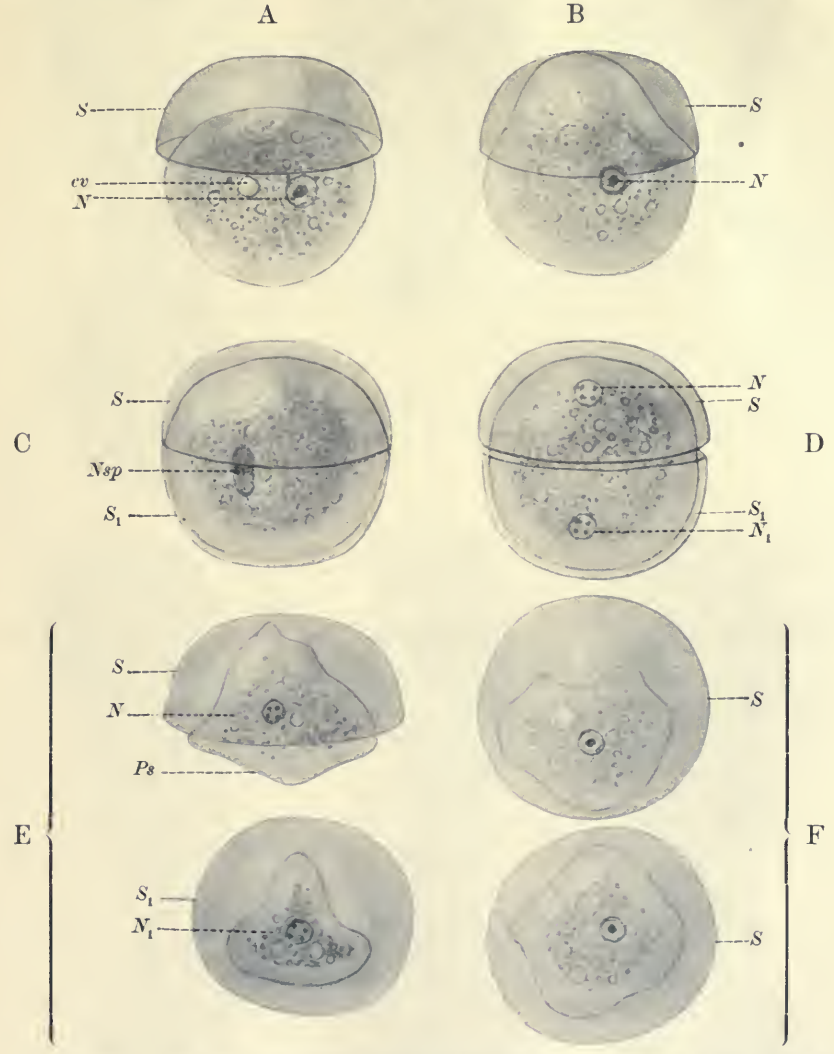



Fig. 143. Pyxidicula operculata (Ehrb.), Teilungsstadien B—F. *N* Kern. $N_1$ Kern des Tochtertieres. *Nsp* Teilungsspindel des Kerns. *Ps* erste Pseudopodienbildung. *S* Schale. $S_1$ Schale des Tochtertieres. *cv* kontraktile Vakuole. (Nach Doflein.)

plötzlichen Absonderungsvorgang und hat sofort ihre definitive Größe (Pyxidicula, Fig. 143). Besteht sie aus zahlreichen Elementen, entweder vom Tierkörper abgeschiedenen Plättchen oder aufgesammelten Fremdkörpern, so kann der Aufbau allmählich erfolgen. Während die

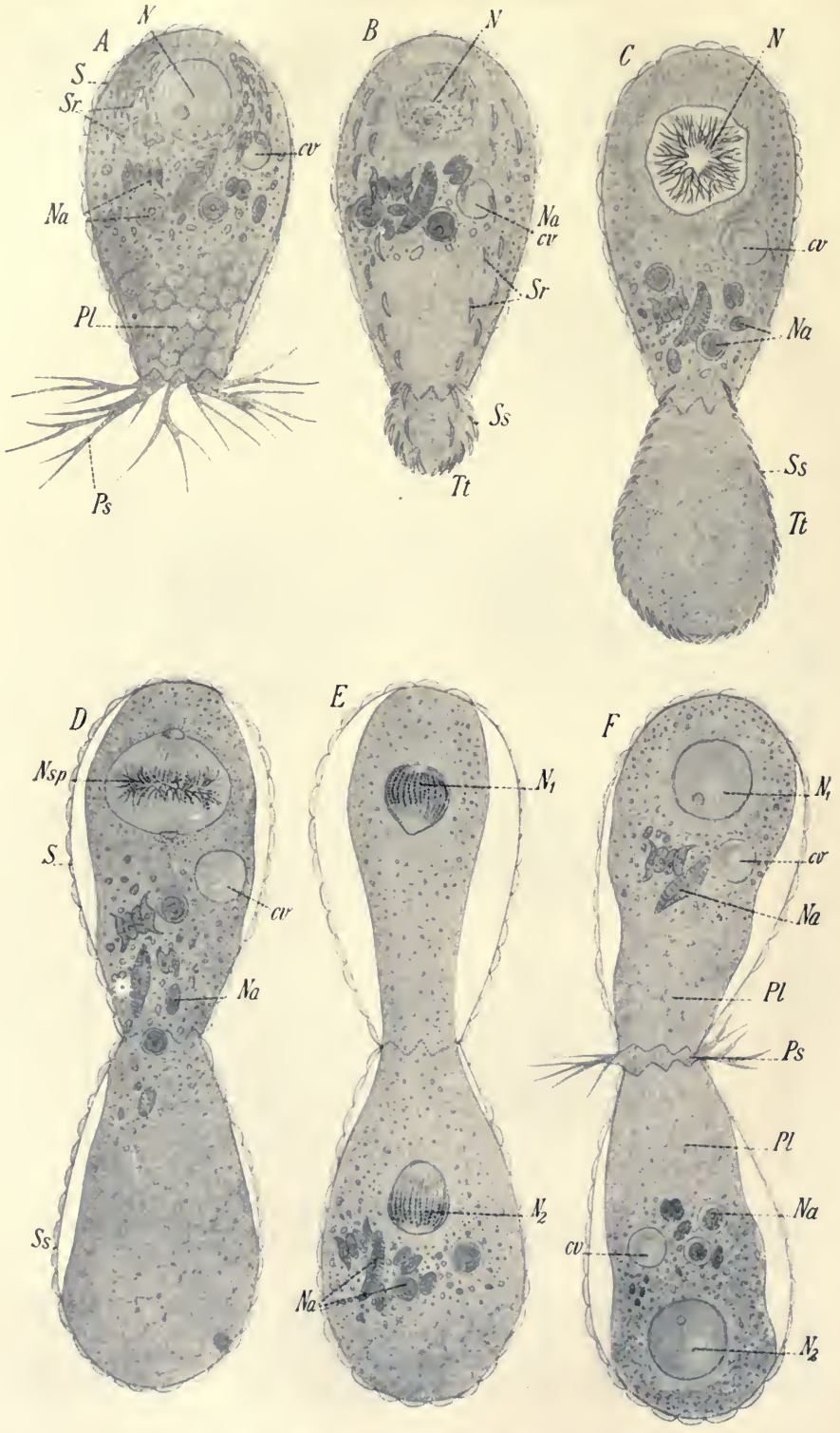



Fig. 144. (Figurenerklärung siehe S. 151.)

Plasmamasse aus der Mündung der Schale hervorfließt und langsam die Form des Tochtertieres annimmt, ordnen sich die Schalenelemente auf ihrer Oberfläche zur Tochterschale an. Erst wenn diese fertig ist, erfolgt die Zweiteilung als Querteilung (Fig. 144).

Einen ganz anderen Weg zum gleichen Ziel schlagen Formen ein, wie Microgromia socialis oder die in einer kieseligen Gitterkugel eingeschlossene Heliozoe Clathrulina elegans, welche innerhalb ihres Skeletts sich teilen: nach der Teilung bleibt nur das eine Individuum, gleichsam das Muttertier, in seiner Schale zurück, während das andere als (meist geißeltragender) Schwärmsprößling die Hülle verläßt, um erst später ein eigenes neues Skelett abzusondern (Fig. 145 A—C). Aehnlich erfolgt die Teilung bei vielen Gehäuse bauenden Flagellaten, z. B. Craspedomonaden (Salpingoeca).

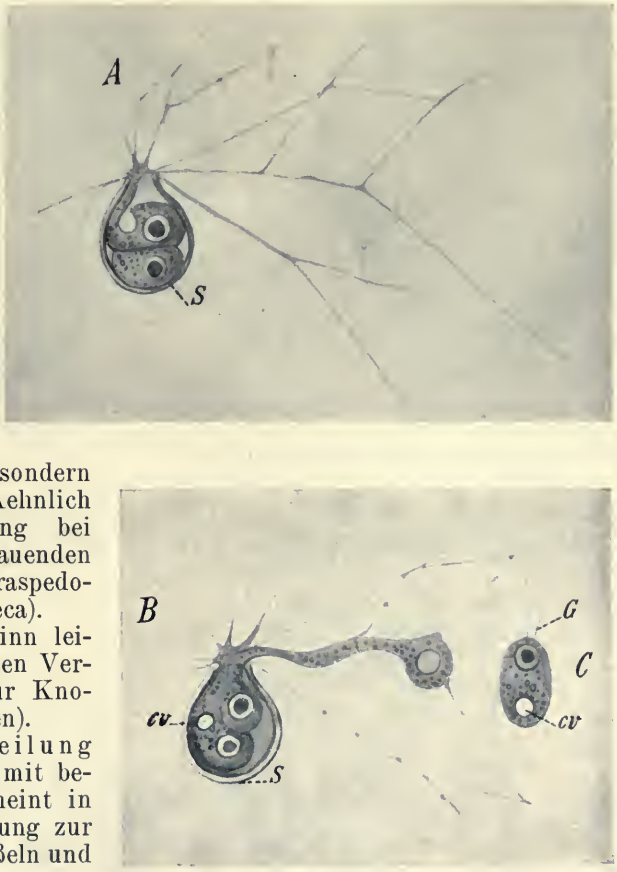



Fig. 145 A—C. Microgromia socialis. A, B Teilungsstadien. C Der eine Teilsprößling ausgeschwärmt. *S* Schale. *cv* kontraktile Vakuole. *G* Geißel. (Nach R. Hertwig.)

In gewissem Sinn leiten die letztgenannten Vermehrungsformen zur Knospung über (s. unten).

Die Längsteilung bei den Protozoen mit beständiger Form scheint in einer engen Beziehung zur Ausbildung von Geißeln und entsprechenden Bewegungsorganellen zu stehen. Zwar finden wir sie bei gewissen weichschaligen Rhizopoden (Pseudodifflugia, Fig. 146, Cochliopodium); vor allen Dingen charakteristisch ist sie aber für die Flagellaten und die geißeltragenden Stadien von anderen Protozoen. Wir sehen bei solchen fast immer den ganzen Bewegungsapparat des Tieres sich zuerst verdoppeln, worauf der Länge nach eine Spaltung

Fig. 144. Euglypha alveolata. A Ruhestadium. B—F Teilungsstadien. *N* Kern. *Nsp* Kernspindel. $N_1$, $N_2$ Tochterkerne. *Na* Nahrungskörper. *cv* kontraktile Vakuole. *S* Schale. *Sr* Schalenreserveplättchen. *Ss* die letzteren werden beim Aufbau der neuen Schale an die Oberfläche des entstehenden Tochtertieres (*Tt*) geschafft und bilden dessen Schale. *Ps* Pseudopodien. *Pl* retikuläres Plasma. (Nach Schewiakoff.)

der Individuen erfolgt. Diese pflegen zuletzt noch mit den Hinterenden zusammenzuhängen, wobei ihre nach entgegengesetzten Enden wirkenden Bewegungsapparate sie bald voneinander trennen (Fig. 147).

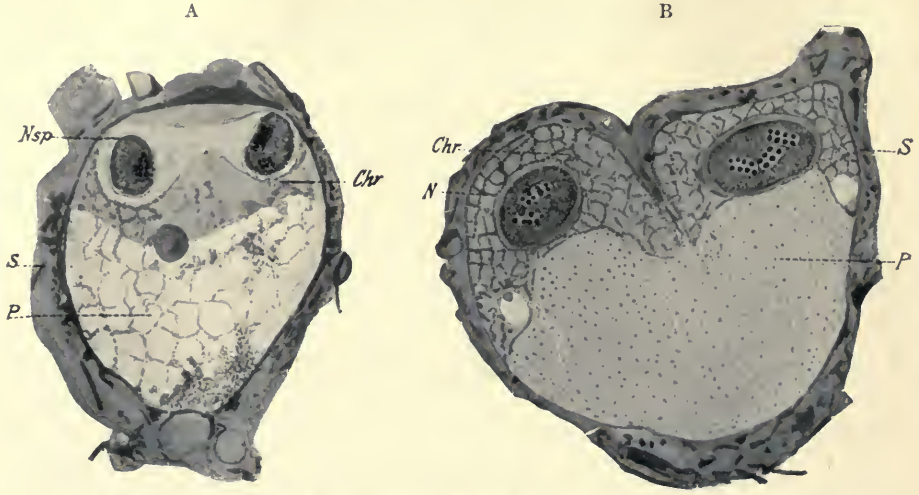



Fig. 146. Längsteilung bei Pseudodifflugia Archeri. A Frühes Stadium. B Vollzogene Teilung. *N* Kern. *Nsp* Kernteilungsspindel. *S* Schale. *P* Plasma des Körpers. *Chr* Chromidialsubstanz. (Nach Doflein.)

Trypanosomen sehen in diesen letzten Stadien der Teilung aus, als wären sie in einer Querteilung begriffen (Abbild. im spez. Teil). Ein

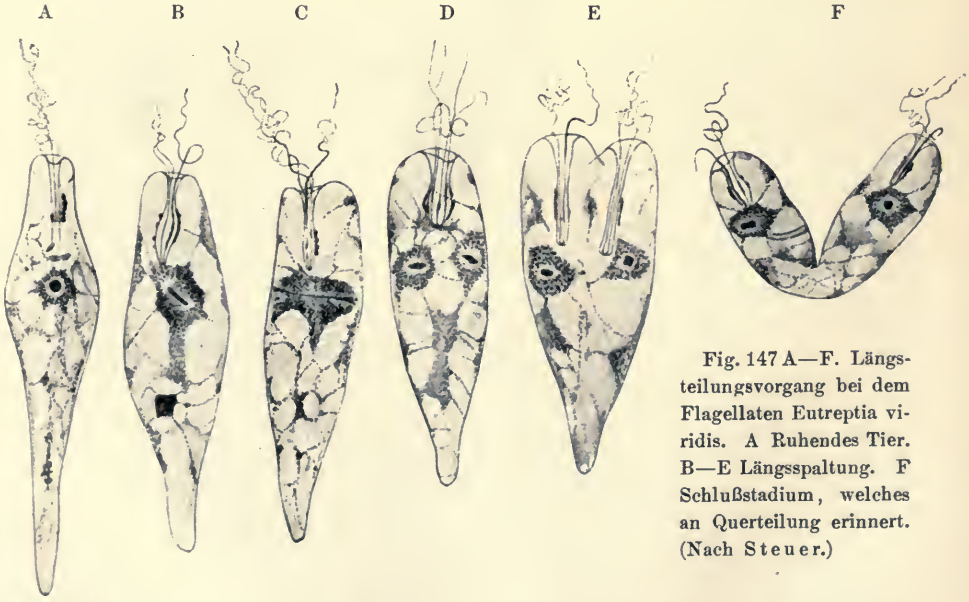



Fig. 147 A—F. Längsteilungsvorgang bei dem Flagellaten Eutreptia viridis. A Ruhendes Tier. B—E Längsspaltung. F Schlußstadium, welches an Querteilung erinnert. (Nach Steuer.)

genaueres Studium des ganzen Teilungsvorganges zeigt, daß diese Auffassung irrtümlich ist.

Die Geißeln werden bei der Längsteilung der Länge nach gespalten, oder das eine Tochtertier bildet von basalen Differenzierungen (Basalkörner) aus die fehlenden Geißeln neu (vgl. Fig. 29, S. 30, u. Fig. 164, S. 164); unter Umständen geschieht solches auch bei beiden Tochtertieren, wenn eine etwaige größere Zahl von Geißeln gleichmäßig auf beide verteilt worden ist, so z. B. wenn bei der Teilung einer viergeißeligen Form jedes Tochtertier 2 Geißeln erhält und 2 neu bilden muß.

Aehnlich verläuft der Längsteilungsvorgang bei Flagellaten der verschiedensten Gruppen, z. B. Monas guttula, Euglena viridis, Codosiga botrytis, Eutreptia viridis (Fig. 147), wobei wie bei den Querteilungsvorgängen weitgehende Neubildungen vorkommen.

Multiple Teilung kommt besonders häufig bei Protozoen mit starren Hüllen, Skeletten oder Gehäusen vor. Gewöhnlich verhindert ein komplizierter Bau dieser Gebilde eine häufige Aufeinanderfolge von gewöhnlichen Zweiteilungen. Dann pflegt statt dessen eine multiple Teilung den Plasmakörper in zahlreiche Sprößlinge zu zerlegen, die sämtlich das Hüllgebilde, welches leer zurückbleibt, verlassen. Eine solche multiple Teilung geht meist in der Weise vor sich, daß der Kern des betreffenden Protozoons durch irgendeinen Vermehrungsmodus zahlreiche Kerne aus sich entstehen läßt; um jeden derselben sondert sich eine Plasmaportion, welche sich in einen Schwärmsprößling umwandelt; dieser ist mit Bewegungsorganellen ausgestattet, welche es ihm ermöglichen, den Ort seiner Entstehung zu verlassen.

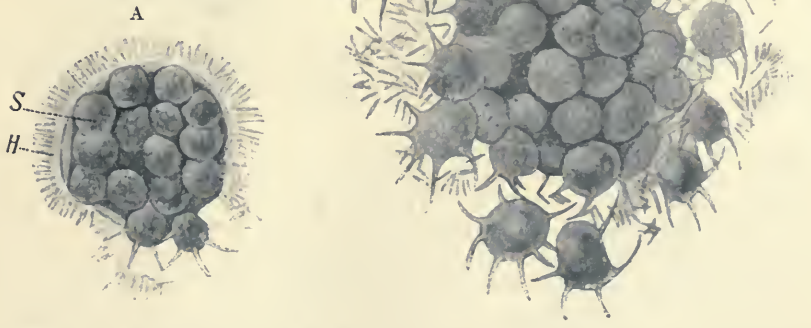



Fig. 148 A und B. Zwei Stadien der multiplen Teilung von Trichosphaerium Sieboldi. A Die Agameten (*S*) innerhalb der Hüllen (*H*) des ehemaligen einheitlichen Mutterkörpers. B Die Hülle (*H*) ist zerfallen, die Agameten wandern aus. (Nach Schaudinn.)

Derartige multiple Teilung ist bei Foraminiferen und Radiolarien verbreitet und führt sowohl zur Bildung von gewöhnlichen Individuen als auch von Gameten. Als Beispiel sei Trichosphaerium Sieboldi angeführt (vgl. Fig. 148); von Radiolarien bilde ich weiter unten eine in multipler Vermehrung befindliche Zentralkapsel von Sphaerozoum ab. Auch bei Sporozoen, besonders Coccidien und Gregarinen, sind entsprechende Vorgänge häufig.

Mit diesen Vermehrungsvorgängen berühren sich ganz nahe jene Fortpflanzungsformen, bei denen gewöhnliche Zweiteilungen innerhalb einer Cyste oder sonstigen Hülle in größerer Anzahl aufeinanderfolgen. Als Beispiel dieser in allen Abteilungen der Protozoen als Anpassung an besondere Lebensverhältnisse häufig vorkommenden Vermehrungsart führe ich an: von Flagellaten Polytoma uvella, von Ciliaten Colpoda cucullulus und Ichthyophthirius multifiliis.

Die Knospung bei Protozoen mit konstanter Eigenform ist besonders dadurch charakteristisch, daß die Knospen in ihrem äußeren Aussehen gewöhnlich gar keine Aehnlichkeit mit dem Muttertier besitzen und erst im Laufe der Zeit alle jene Differenzierungen herausbilden, welche jenem eigentümlich sind. Die Entwicklungsgeschichte kann beginnen, noch ehe die Knospe vom Muttertier losgelöst ist, sie

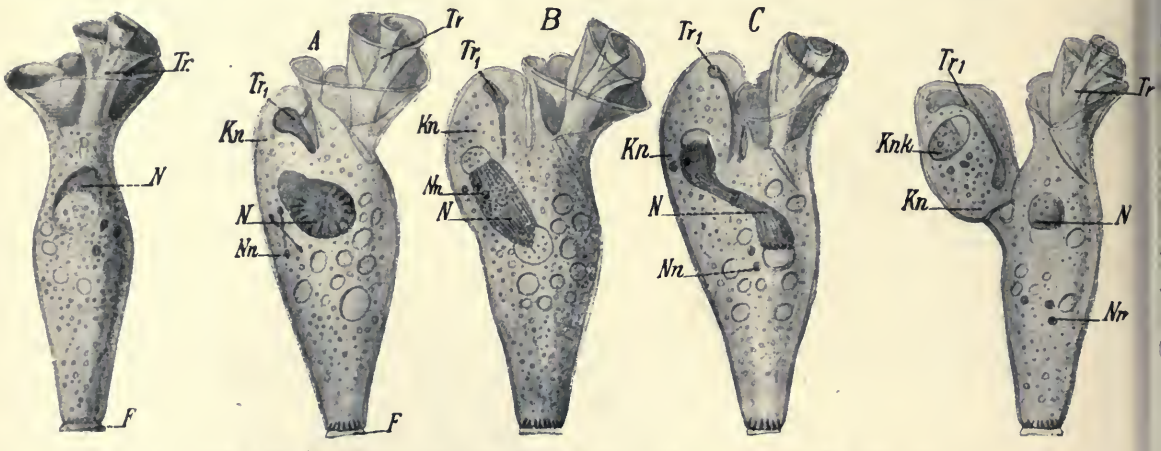



Fig. 149. Knospung bei Spirochona gemmipara St. Ruhendes Tier und A—D Knospung. *Kn* Knospe. *N* Macronucleus. *Nn* Micronucleus. *Tr* Trichter. $Tr_1$ Trichter der Knospe. *Knk* Macronucleus der Knospe. *F* Haftschcibe. (Nach R. Hertwig.)

kann aber auch erst viel später einsetzen. Prinzipiell haben wir denselben Vorgang, wie wir ihn bei den Neubildungen nach der Teilung z. B. bei Euplotes (Fig. 141, S. 147) oben kennen lernten, nur macht er bei solchen Knospungen einen viel größeren Eindruck, weil die Knospen oft ganz undifferenziert sind und sehr komplizierte Bildungen an sich entstehen lassen müssen, um dem Muttertier ähnlich zu werden. Als Beispiel sei die Knospung des ciliaten Infusors Spirochona gemmipara angeführt, dessen Spiraltrichter und Haftscheibe von der Knospe ganz neugebildet werden müssen (s. auch unten bei Entwicklungsgeschichte).

Aehnliches liegt bei der Knospung der Suctorien vor, wo oft sehr schwer verständliche Bilder dadurch entstehen, daß die Knospen nicht frei vom Körper des Muttertieres emporragen, sondern in eine Bruthöhle eingeschlossen sind. Eine solche entsteht, indem sich die knospende Region allmählich in den Körper des Muttertieres einsenkt, wobei die umgebenden Partien die Knospe vollkommen umwallen, so daß ihr nur eine kleine Oeffnung zum Ausschlüpfen bleibt (Fig. 150). Multiple Knospung führt in ganz analoger Weise statt zur Bildung einer einzigen Knospe zur Bildung von mehreren oder vielen

auf einem Mutterkörper. Das ciliate Infusor Kentrochonopsis multipara und die Suctorie Ephelota gemmipara erläutern uns diese Verhältnisse (Fig. 151). Bei Suctorien kommt auch multiple Knospung innerhalb von Bruträumen vor.

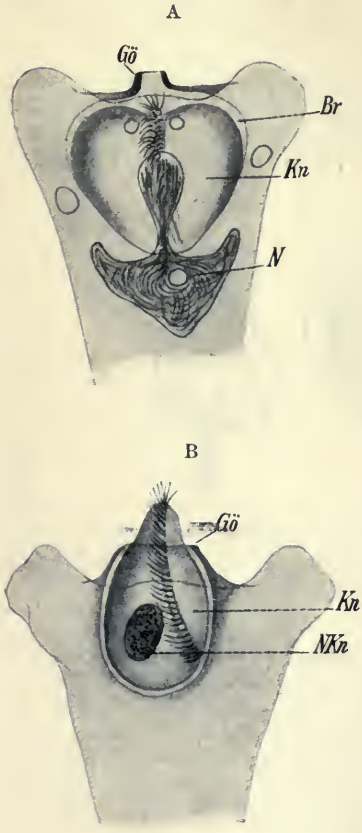



Fig. 150.

Fig. 150 A und B. Knospenbildung in der Bruthöhle bei Tokophrya quadripartita. *Br* Bruthöhle. *Gö* Geburtsöffnung. *Kn* Knospe. *N* Kern (in Fig. A mit dem Fortsatz in der Knospe, der sich dann abschnürt zu *NKn*, dem Knospenkern). (Nach Bütschli.)

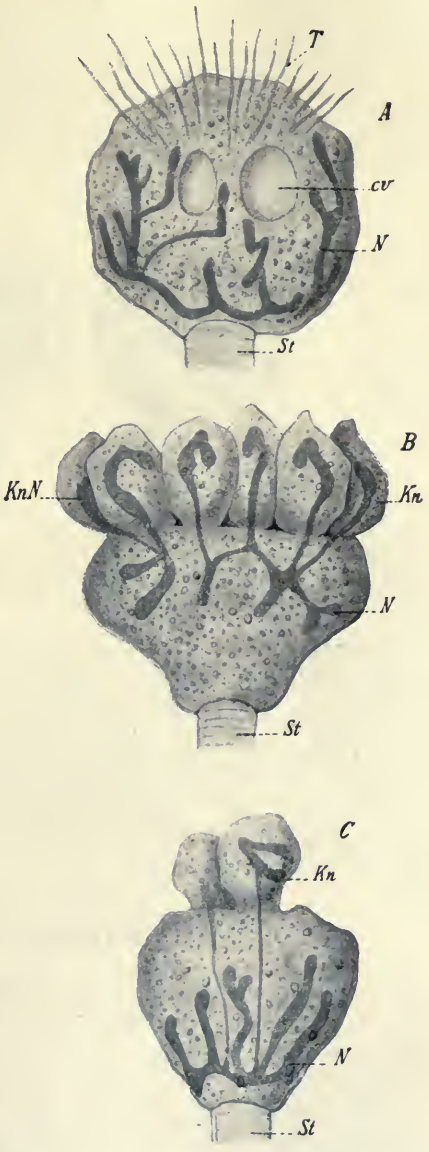



Fig. 151.

Fig. 151 A—C. Verschiedene Knospungsformen bei Ephelota gemmipara. *T* Saugfüßchen. *cv* kontraktile Vakuole. *N* Kern. *St* Stiel. *Kn* Knospen. *KnN* Knospenkernanteil. (Nach R. Hertwig.)

In manchen Fällen sowohl bei einfacher als auch bei multipler Knospung sind die Knospen größer als die Mutterkörper. Durch fortgesetztes Knospen können letztere schließlich so klein werden,

daß sie nicht mehr fähig sind, am Leben zu bleiben. Die Tiere können sich auf diese Weise „zu Tode knospen".

Theoretisch von Wichtigkeit ist die Tatsache, daß unter Umständen durch Knospung sich fortpflanzende Protozoen, ohne sich zu vermehren, ihren ganzen Körper nach Art einer Knospe in einen Schwärmer verwandeln können, welcher davonschwimmt, um einen anderen Ort zur Festsetzung aufzusuchen.

Daß es sich tatsächlich auch in solchen Fällen um eine extreme Form der Knospung handelt und nicht nur um eine Loslösung eines in den freibeweglichen Zustand übergehenden Individuums — wie etwa bei den Vorticellen — beweisen die Beobachtungen an Suctorien.

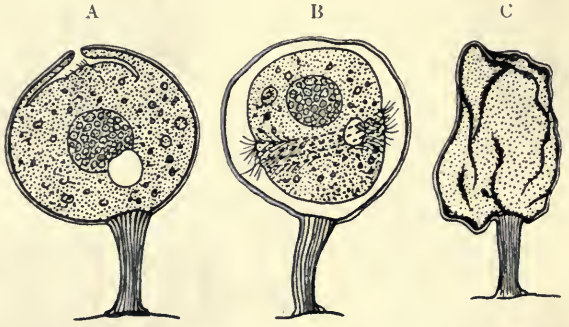



Fig. 152. Tocophrya cyclopum (Cl. u. L.). Totale Umwandlung in einen Knospenschwärmer. A Beginnende Bildung der Embryonalkammer. B Fertiger Schwärmer. C Zurückgelassene Hülle und Stiel. Vergr. 500. (Nach Collin.)

Bei diesen kommt es vor, daß sich ein ganzes Individuum loslöst und davonschwimmt, indem es seinen Stiel zurückläßt. Dabei nimmt es vollkommen die charakteristische Gestalt der „Embryonen" der betreffenden Suctorienart an. Ja bei Formen mit innerer Kammer entsteht der Schwärmer in der üblichen Weise in einer „Embryonalkammer"; bei seiner Loslösung bleiben daher nicht nur die Anheftungsvorrichtungen (Stiel und Basalplatte), sondern auch die ganze Pellicula des ursprünglichen Tieres samt den Resten der Embryonalkammer zurück (Fig. 152).

## Kettenbildung bei der Teilung.

Aehnlich wie bei den sich querteilenden rhabdozölen Turbellarien und bei Anneliden kommt es bei Protozoen gelegentlich durch verzögerte Ablösung der Teiltiere voneinander zur Bildung von Individuenketten. Solche sind z. B. bei Dinoflagellaten von Kofoid beschrieben worden (vgl. Fig. 153).

Auch bei Ciliaten sind solche bekannt geworden, und zwar schon seit längerer Zeit bei den eigentümlichen parasitischen Infusorien, welche neuerdings als Astomata zusammengefaßt werden. Wie bei den genannten Würmern kann ein Tier sich in zwei Tochtertiere teilen, ohne daß diese sich zunächst voneinander lösen; jedes der beiden kann, während es weiterwächst, sich in eine Anzahl weiterer Sprößlinge spalten, und alle bleiben noch längere Zeit in einer Kette zusammenhängend, die Regeneration zum vollständigen Tier erst langsam

vollziehend (Fig. 154). Solche Ketten kommen auch bei den Ciliaten vor, welche in Cephalopoden schmarotzen (Opalinopsis).

Aehnliche Teilungs- resp. Knospungsvorgänge sind neuerdings von Minkiewicz bei freilebenden Ciliaten der von ihm neuaufgestellten Gattungen Polyspira und Gymnodinioides beschrieben worden. Sie erfolgen bei Polyspira bei der gewöhnlichen Teilung, bei beiden Gattungen vor der Konjugation. Bemerkenswert ist dabei die Beschränkung der Individuen

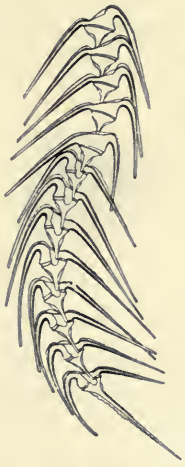


Fig. 153.

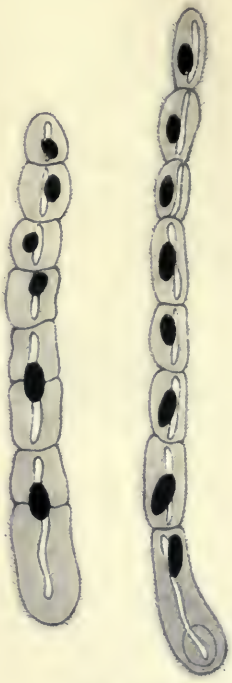


Fig. 154.

Fig. 153. Kettenbildung bei Ceratium vultur. (Nach Kofoid.)
Fig. 154. Haptophrya gigantea Maup. Kettenbildung durch fortgesetzte Teilung. (Nach Cépède.)

der Knospenkette auf eine gewisse Zahl; bei Polyspira sind es bei ungeschlechtlicher Vermehrung 32 Individuen, welche aus einem Muttertier hervorgehen, bei der progamen Teilung nur 16 (Fig. 155).

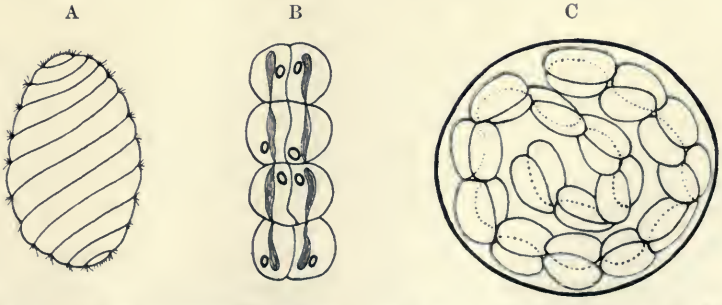



Fig. 155. Kettenbildende Infusorien. (Nach Minkiewicz.) A und B Polyspira Delagei Mink. A Umriß eines Individuums. B Teil einer Kopulationsdoppelkette. C Kopulationsdoppelkette von Gymnodinioides inkystans Mink. in der Cyste. (Vergr. 270.)

## Plasmotomie.

Bei dieser Schilderung der Vermehrungsvorgänge ist zur Aufstellung von Gruppen ausschließlich auf die Massen- und Formverhältnisse des Plasmaleibes Rücksicht genommen. Unter Umständen kann es auch von Bedeutung sein, zu unterscheiden zwischen den Vermehrungsvorgängen, welche aus einem einkernigen Tier einkernige Sprößlinge hervorgehen lassen, und zwischen solchen, bei welchen sich ein mehrkerniger Körper in verschiedene mehrkernige Teilstücke zerlegt. Diesen letzteren Vorgang, welcher zelltheoretisch zu besonderen Ueberlegungen Anlaß gibt, bezeichne ich als Plasmotomie. Als Beispiel diene die plasmotomische Teilung von Chloromyxum Leydigi (Fig. 156) und die plasmotomische Knospung bei Myxidium Lieberkühni (Fig. 140, S. 146); beide Vermehrungsformen kommen nach Schaudinn auch bei Trichosphaerium Sieboldi vor.

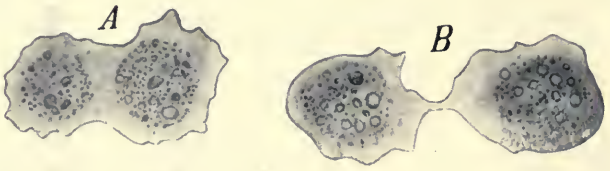



Fig. 156. Zwei Teilungsstadien vielkerniger Individuen von Chloromyxum Leydigi (Plasmotomie). (Nach Doflein.)

Die Plasmotomie ist eine Teilungsart, bei welcher die Teilung des Körpers ohne direkten Zusammenhang mit der Kernteilung erfolgt. Sie erinnert dadurch an die Teilungs- und Knospungsvorgänge bei vielzelligen Tieren.

Einen theoretisch sehr wichtigen und interessanten Gegensatz hierzu bilden jene vielkernigen Protozoen, bei denen sich sämtliche Kerne ganz genau gleichzeitig teilen (manchmal ohne sogleich zu einer Plasmateilung zu führen).

## Die Kernteilung bei den Protozoen.

Bei der Körperteilung der Protozoen werden die meisten Zellbestandteile in der Regel auf die Tochtertiere verteilt, ohne in ihrem individuellen Aufbau geteilt worden zu sein. Ausnahmen von dieser Regel werden wir später kennen lernen. Der reguläre Typus der Teilung ist aber stets von einer Teilung des Kerns begleitet. Derselbe geht oft der Teilung des Körpers mehr oder weniger weit voraus, manchmal erfolgen auch die Teilungserscheinungen am Zellleib und am Kern ungefähr gleichzeitig (vgl. Fig. 157 Ciliat, u. Fig. 161 u. 162, S. 161 u. 162). Für eine Anzahl von Fällen ist schließlich nachgewiesen, daß Teilungserscheinungen am Zellleib sich einstellen, ehe am Kern Vorbereitungen zu solchen erkennbar sind (vgl. Fig. 143 u. 144 Pyxidicula und Euglypha).

Während die Kernteilung bei den Metazoen nur prinzipiell geringfügige Verschiedenheiten bei den einzelnen Formen erkennen läßt, ist bei den Protozoen eine Fülle von verschiedenartigen Teilungstypen beschrieben worden. Diese Mannigfaltigkeit hat Anlaß zu theoretischen Deutungen gegeben, welche vor allem in dieser Verschiedenheit die

einzelnen Schritte der phylogenetischen Entwicklung der mitotischen Kernteilung wiederzufinden glauben.

Unsere Kenntnisse über diesen Gegenstand sind aber noch nicht genügend groß und vertieft, um eine gut begründete Theorie aufzustellen. Mir scheint es gegenwärtig nur möglich, einen Zusammenhang zwischen dem Bau des ruhenden Kerns und der Art der Kernteilung festzustellen. Mit der Höhe der Differenzierung im ruhenden Kern steigt die Komplikation der Kernteilungserscheinungen. Ob daraus auf einen kausalen Zusammenhang zu schließen ist, kann noch nicht mit Sicherheit gesagt werden. — Die bei den Metazoen so deutlich geschiedenen Teilungsformen des Kerns, die Amitose und die Mitose, sehen wir bei den Protozoen vielfach durch Uebergänge miteinander verbunden, so daß wir oft nicht sagen können, ob wir eine komplizierte Amitose oder eine vereinfachte Form der Mitose vor uns haben. Ich gruppiere daher die Beschreibung der Teilungserscheinungen bei den Protozoen nicht nach diesen Gesichtspunkten. sondern nach dem Bau der ruhenden Kerne, wie er oben (S. 18) dargestellt wurde. Wir betrachten zuerst die einfache Zweiteilung, dann die multiple Teilung, und im Anschluß daran die einfache und multiple Knospung. Ich möchte aber nicht unterlassen hervorzuheben, daß nach meiner eigenen Ansicht die Unterschiede im Aussehen des ruhenden Kerns wie auch in den Teilungsbildern hauptsächlich aus dem Massenverhältnis der leicht- und dickflüssigen resp. kolloidal-festen Substanzen in den Kernen beruhen. Je reicher ein Kern an dickflüssigen oder festen Substanzen (Chromatin und Nukleolarsubstanz) und je ärmer er an leichtflüssigen Substanzen (Kernsaft und Kerngerüstsubstanz) ist, um so mehr nähert sich seine Teilungsform der Amitose. So wird das Bild des Teilungsvorganges des Kerns durch mechanische Faktoren beherrscht, ähnlich wie das auch für die Bewegungserscheinungen der ganzen Tiere der Fall ist.

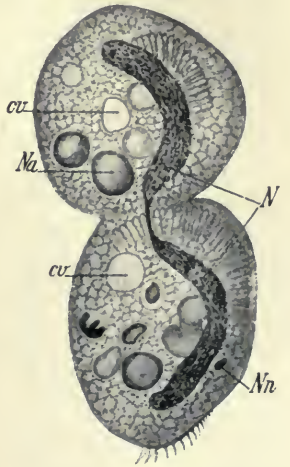



Fig. 157. Gleichzeitige Kern- und Zellleibteilung bei Euplotes charon. *cv* kontraktile Vakuolen. *Na* Nahrungskörper. *N* Hauptkern. *Nn* Nebenkern des einen Tochtertieres. (Nach einem Schnitt: Calkins.)

Doch sei hier auch darauf hingewiesen, daß neuerdings Hartmann theoretische Anschauungen entwickelt hat (vgl. S. 24), welche die Teilungserscheinungen der Protozoenkerne von anderen Gesichtspunkten aus einer einheitlichen Betrachtungsweise zugänglich machen sollen. Er nimmt an, daß die Kerne der niederen Protozoen sämtlich Karyosomkerne seien oder von solchen abgeleitet werden können. Sie teilen sich unter dem Einfluß des als Teilungsorgan fungierenden Centriols auf dem Wege einer primitiven Mitose, welche als „Promitose“ bezeichnet wird (vgl. Fig. 19, S. 24). Bei den massigen Kernen ist dieser Teilungsmodus nur durch die größeren Chromatinmengen verdeckt.

Die komplizierten Teilungsbilder der großen Kerne hochdifferenzierter Protozoenformen glaubt Hartmann auf deren zusammengesetzten Bau zurückführen zu können. Die „polyenergiden Kerne“, wie z. B. der des Radiolars Aulacantha (Fig. 173 u. 174), sind aus einer größeren Anzahl monoenergider Kerne zusammengesetzt, welche bei besonderen Vermehrungsvorgängen wieder selbständig werden können.

Diese neuen theoretischen Anschauungen sind sicher sehr interessant, sie sind aber noch nicht so weit ausgebildet, daß sie die Gesamtheit aller Kern- und Kernteilungungsbilder zu erklären vermöchten. Auch sind die tatsächlichen Voraussetzungen, von welchen sie ausgehen, noch nicht hinreichend begründet, zum Teil sogar in letzter Zeit als irrtümlich erwiesen.

Daher scheint es mir geeigneter, vorläufig die Kernteilungsbilder bei den Protozoen einzuteilen, wie ich dies bisher getan hatte, d. h. ausgehend von dem Zustand der den Kern zusammensetzenden Substanzen und dem Bau des ruhenden Kerns. Dies Einteilungsprinzip umfaßt alle Typen von Kernen, auch die von Hartmann als polyenergid aufgefaßten. Ihr Teilungsbild ist auch nur durch die erwähnten mechanischen Bedingungen beherrscht; die polyenergide Zusammensetzung wird nur durch besondere Entwicklungsperioden angedeutet, nicht durch die Teilungsvorgänge.

## A. Teilung der massigen Kerne.

Die massigen Kerne teilen sich unter relativ sehr einfachen Erscheinungen; ihre Teilungsbilder entsprechen vielfach vollkommen der Amitose bei den Metazoen. Der Kern streckt sich — ohne daß eine wesentliche Umlagerung in seiner inneren Struktur erkennbar gewesen wäre — in die Länge; indem er in der Mitte sich einschnürt, wird er hantelförmig (Euplotes charon, Fig. 157). Nachdem er in seine beiden Hälften zerrissen ist, zieht jede Hälfte wie ein dickflüssiger

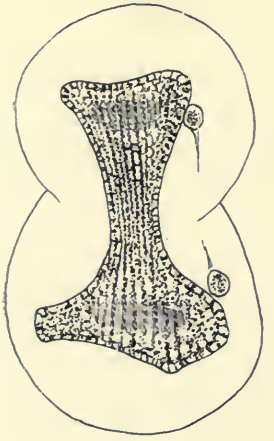


Fig. 158.

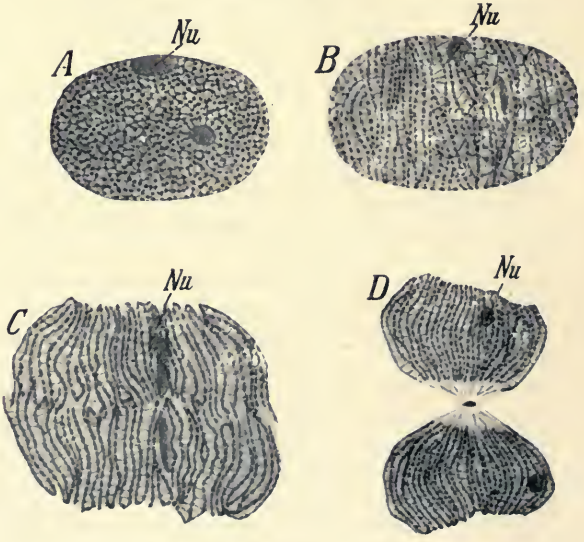



Fig. 159.

Fig. 158. Teilung von Nyctitherus ovalis. (Nach Doflein.)
Fig. 159 A—D. Kernteilung von Ceratium hirundinella. A Ruhender Kern. B—D Stadien der Teilung. *Nu* Nukleolarsubstanz. (Nach Lauterborn.)

Tropfen allmählich den Zipfel von der Durchrißstelle wieder ein und nimmt langsam die Form wieder an, welche der Mutterkern vor der Teilung im ruhenden Zustand besaß. Die Teilung wird in der Regel eingeleitet durch eine Auflockerung im Bau und Vergrößerung des Kerns; es wird die alveolare Struktur der Gerüstsubstanz deutlicher, die einzelnen Chromatinkörnchen werden leichter erkennbar, und indem die Alveolen eine Streckung erfahren, erscheint der ganze Kern längsstreifig (vgl. Nyctitherus, Fig. 158, und Euplotes, Fig. 157). Die etwa vorhandenen Nukleolen gelangen ungeteilt in die Tochterkerne.

Sehr klar sind diese Vorgänge z. B. auch bei der Kernteilung des Dinoflagellaten Ceratium hirundinella zu verfolgen (Fig. 159). Ist

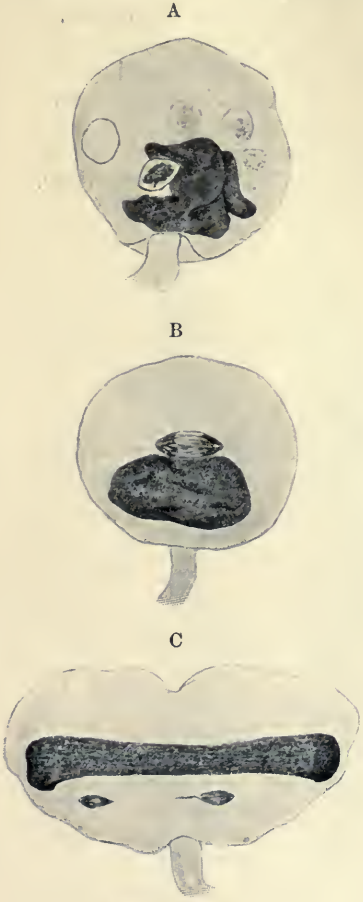



Fig. 160 A—C.

Fig. 160 A—C. Teilungsstadien von Carchesium polypinum. A Konzentrierung des ursprünglich wurstförmigen Hauptkerns (vgl. Fig. 4 S. 16). B Beginnende Teilung. Spindel des Nebenkerns. C Gestrecktes Stadium des streifig gewordenen Hauptkerns. Nebenkern geteilt. (Nach Popoff.)

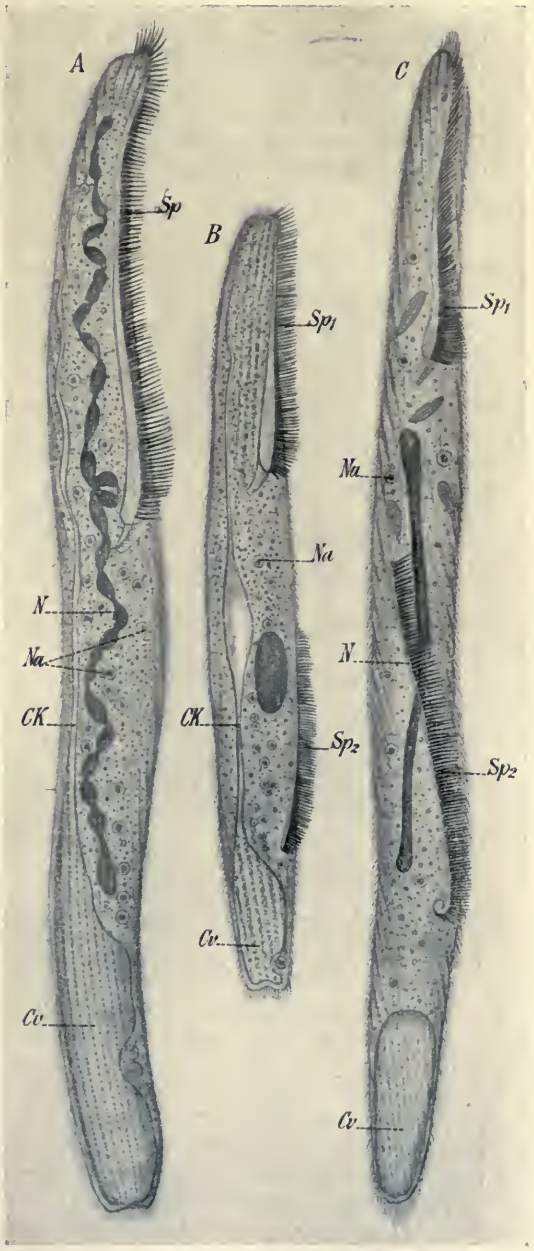



Fig. 161 A—C.

Fig. 161 A und C. Spirostomum ambiguum. A Gewöhnliches Individuum mit rosenkranzförmigem Hauptkern. B Kondensierung des Kerns vor der Teilung bei Spirostomum teres. C Längsstreckung des Kerns. *Sp* adorale Spirale. $Sp_1$ $Sp_2$ die neuangelegten der Tochtertiere. *N* Kern. *Na* Nahrungsvakuole. *Cv* kontraktile Vakuole. *CK* zuleitender Kanal. (B schwächer vergrößert als A und C.) (Nach Stein.)

eine Kernmembran oder eine ihr entsprechende verdichtete Randzone vorhanden, so bleibt dieselbe bei diesem Typus der Kernteilung in allen Phasen des Vorganges vollkommen erhalten.

Komplizierter verlaufen die Vorgänge bei massigen Kernen von besonders eigenartigem Bau, z. B. bei verzweigten oder rosenkranzförmigen Kernen. Bei solchen erfolgt vielfach eine Kondensation der ganzen Kernmasse, so daß vor der Teilung der Kern einen ganz einfachen Umriß annimmt. Dann sind nach vollendeter Teilung Umformungsvorgänge notwendig, um den typischen Bau wieder herbeizuführen (vgl. Fig. 161 u. 162 Spirostomum und Fig. 160 Carchesium).

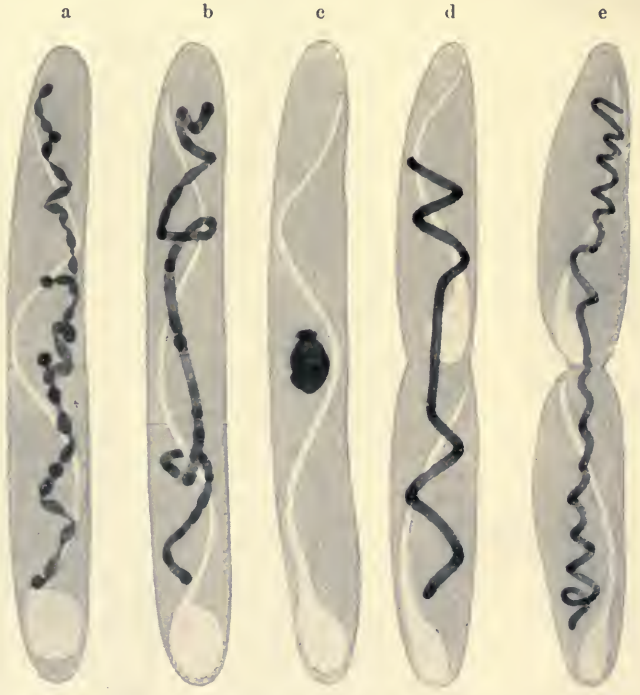



Fig. 162. Spirostomum ambiguum (Ehrbg.). a Ruhestadium. b—c Stadien der Teilung; b beginnende, c vollendete Zusammenziehung des Kerns. d—e Dessen Streckung, Teilung der kontraktilen Vakuole. (Orig. nach gefärbten Präparaten.) Vergr. 75.

Die Kerne, welche sich im Bau den bläschenförmigen Kernen nähern, haben auch einen etwas komplizierteren Kernteilungsmodus aufzuweisen. So der oben beschriebene Kern von Stylonychia (Fig. 10 S. 19), bei welchem die Kernspalten verschwinden, eine jede Kernhälfte vollständig durchsetzende, sehr deutliche Längsstreifung auftritt, worauf jede Hälfte des Kerns Hantelform annimmt. Dann erfolgt die Durchschnürung im Bereich des alten Verbindungsfadens zwischen den beiden Kernhälften. Nach vollendeter Teilung müssen beide Hälften eine ziemlich weitgehende Umorganisation erfahren.

Da im Bau der ruhenden Kerne alle möglichen Uebergangstypen zwischen den massigen und den bläschenförmigen Kernen existieren, so ist es verständlich, daß auch die Teilungserscheinungen zu Bildern führen, welche sehr mannigfaltig sind und alle Zwischenstufen zwischen der Mitose und der Amitose umfassen.

### B. Teilung der bläschenförmigen Kerne.

Der Teilungsvorgang der bläschenförmigen Kerne ist sehr verschieden je nach deren Bau in ruhendem Zustand. Er hängt in seinen Einzelheiten sowohl von dem Bau des Binnenkörpers als auch von dem des Außenkerns ab.

Besonders charakteristisch für die niederen Protozoen sind die Karyosomkerne mit ihrem zentralen Binnenkörper. Wie im ruhenden Zustand, so stellen sie auch in ihrer Teilungsfigur einen den Protozoen eigentümlichen, den Metazoen fehlenden Typus dar. Dieser Teilungsvorgang kann einer Amitose nahekommen, er kann aber sich unter Umständen einer Mitose sehr annähern.

Charakteristisch für ihre Teilungsweise ist die relative Unabhängkeit der Teilungsvorgänge am Binnenkörper von denjenigen am Außenkern. Es findet keine morphologisch erkennbare Mischung der Substanzen beider Kernbestandteile während des ganzen Teilungsablaufes statt.

Die Teilung des Binnenkörpers kann unter ganz verschiedenen Bildern ablaufen; dabei ist ein gewisser Zusammenhang zwischen den Teilungsbildern und der Struktur des Karyosoms im ruhenden Zustand unverkennbar.

Die homogenen Karyosome bleiben während der Teilung homogen; sie strecken sich in die Länge, werden stabförmig, ihre Enden schwellen oft keulenförmig an, so daß sie Hantelform annehmen (Fig. 163). Dabei können in den mittleren Abschnitten parallele Fasern (Spindelfasern) auftreten. Der Verbindungsstrang reißt schließlich, nachdem er sehr dünn geworden ist, durch; seine Substanz wird allmählich nach Art einer sehr zähflüssigen Substanz in das sich abkugelnde Karyosom des Tochterkerns eingezogen. In dieser Weise verläuft die Karyosomteilung z. B. bei Vahlkampfia (Fig. 170), Bodo (Fig. 164) und Trypanosoma (Fig. 165).

Fig. 163. Teilungsstadium von Thylacomonas compressa Schw. (?). Kern in Hantelform. *Bi* Spindel des Binnenkörpers. *Cr* Chromatin in Körnerreihen angeordnet. *F* die verdoppelte Geißel. *R* deren basale Verzweigung. *O* Mund. *Na* Nahrungsvakuolen. (Orig.)

Bei den kernähnlichen Karyosomen können die Teilungsbilder je nach dem Bau des ruhenden Karyosoms die gleichen Verschiedenheiten aufweisen, wie die Teilungsbilder der massigen und

bläschenförmigen Kerne. Die fast homogenen Karyosome von Euglenen bilden bei der Teilung manchmal ein Bündel von homogenen Stäben, z. B. bei Euglena sanguinea. Ist das Karyosom bläschenförmig, so kann

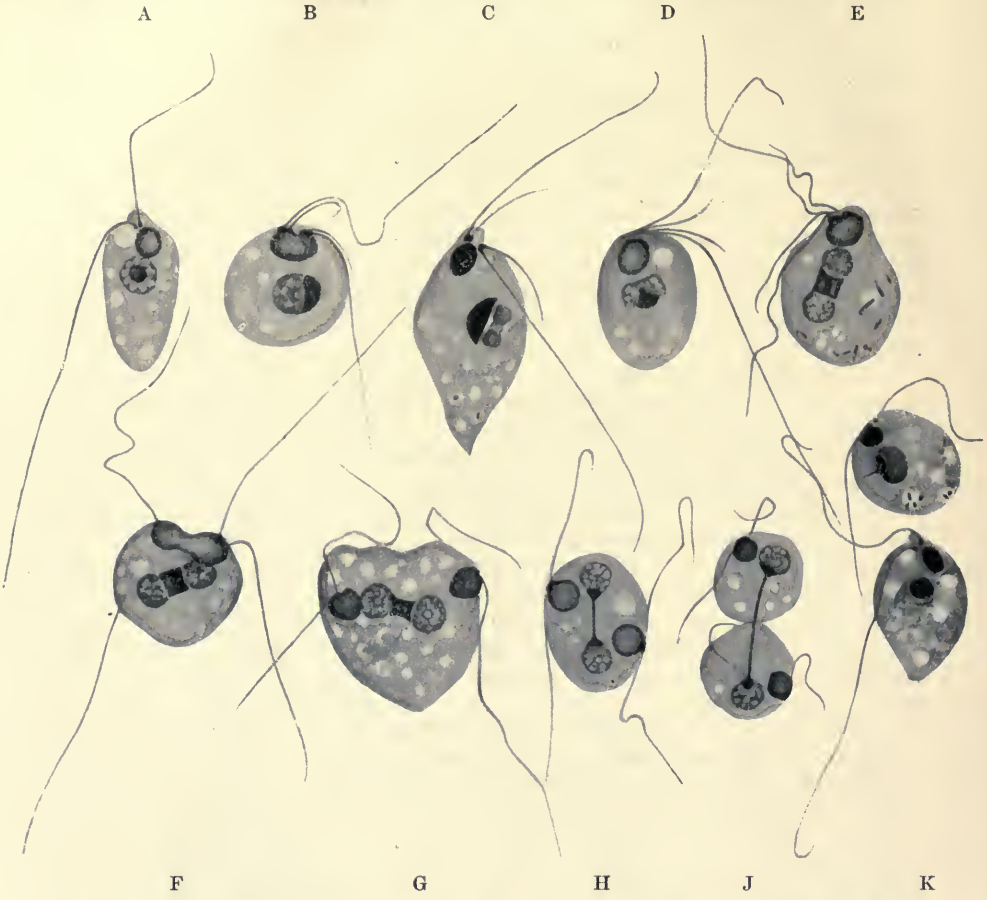



Fig. 164. Bodo ovatus Stein. A Normales Tier im Ruhestadium mit Kern, Blepharoplast, kontraktiler Vakuole, zwei Geißeln mit Basalkörnern. B—D Teilungsvorbereitungen von Binnenkörper und Außenkern; Teilung der Geißeln. E Spindelbildung des Kerns. F Durchschnürung des Blepharoplastes. G—H Endstadien der Kernteilung. J—K Körperteilung des Bodo. Vergr. 1000. (Nach Kühn.)

Fig. 165. Trypanosoma Brucei. a Ruhekern. b—f Teilungsstadien des Kerns. (Nach Kühn und Schuckmann.)

es sich amitotisch teilen, wie z. B. bei Amoeba crystalligera nach Schaudinn (Fig. 166); ist das bläschenförmige Karyosom sehr flüssigkeitsreich, so kann seine Teilungsfigur sich sehr dem Bild einer Mitose

nähern, so in geringem Grade bei Chlamydophrys nach Schaudinn (Fig. 167) oder ausgesprochener bei Amoeba vespertilio nach Doflein

Fig. 166 A—E. Kernteilung bei Amoeba crystalligera Gr. Der Binnenkörper wird amitotisch geteilt. (Nach Schaudinn.)

(Fig. 168). Noch mehr kann das Teilungsbild des Karyosoms einer Mitose bei den Centriolkaryosomen ähnlich sein, wenn die Centriolen sich an die Pole der Karyosomspindel gestellt haben. Denn die Centriolen

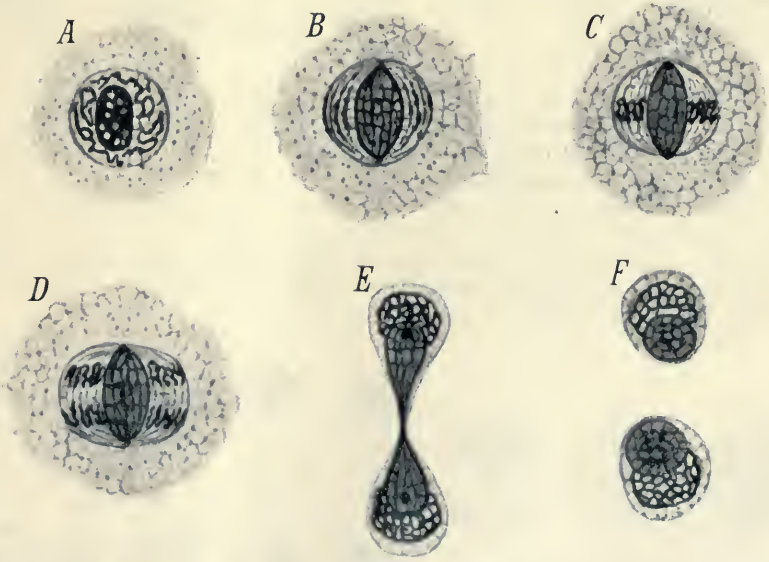



Fig. 167 A—F. Kernteilung bei Chlamydophrys stercorea Ci. Der Binnenkörper wird retikulär und teilt sich amitotisch, an den Polen zeigt sich eine centriolartige Verdichtung; der periphere Kernteil sammelt das Chromatin zuerst zu einer Acquatorialplatte (B und C), welche dann in zwei Tochterplatten geteilt wird (D). Sehr deutlich ist besonders in den letzten Stadien (E und F) die Trennung der einzelnen Substanzen. (Nach nachgelassenen Zeichnungen von F. Schaudinn.)

machen selbst einen entsprechenden Teilungsprozeß durch, wie wir ihn oben für die homogenen Karyosomen beschrieben.

Sowohl die homogenen Karyosomen als Ganzes als auch die Centriolen machen oft den Eindruck, als seien sie am ganzen Kernteilungsprozeß aktiv beteiligt. Speziell die Centriolen werden vielfach

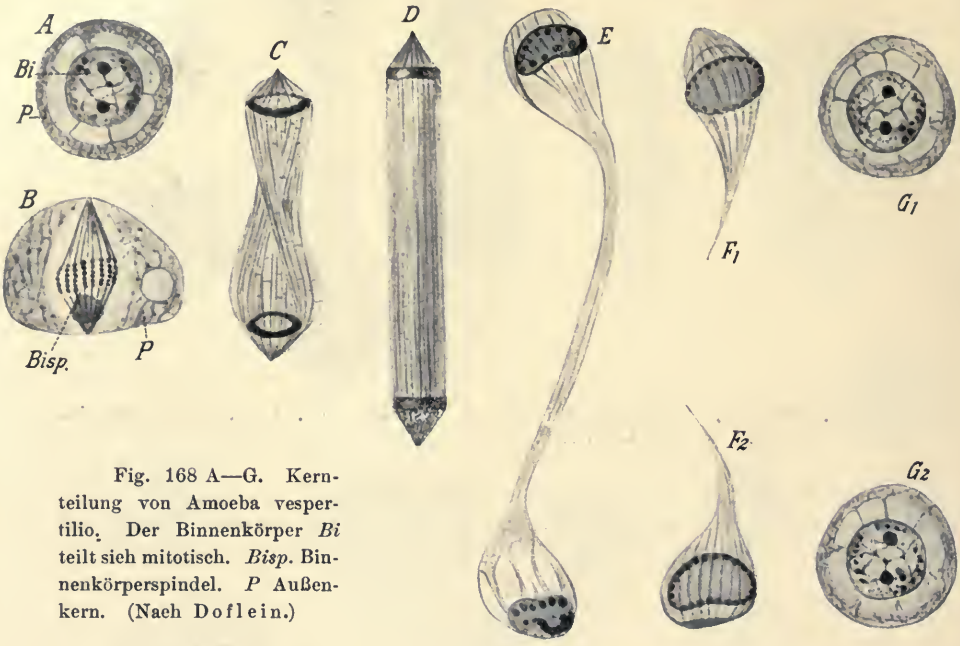



Fig. 168 A—G. Kernteilung von Amoeba vespertilio. Der Binnenkörper *Bi* teilt sich mitotisch. *Bisp.* Binnenkörperspindel. *P* Außenkern. (Nach Doflein.)

als Kernteilungsorgane angesehen. Sowohl für homogene Karyosomen als auch für Centriolen hat man nicht selten angenommen, daß sie durch aktive Stemmwirkung bei der Ausbildung der Hantelform die Kernhälften auseinanderdrängten. Eine derartige Erklärung des Teilungsmechanismus wäre ja sehr einleuchtend; die Kernbilder stimmen aber nicht immer dazu, da Karyosom- und Centriolhantel oft nicht bis an die Grenzen des gestreckten Kerns reichen, auch die Teilungsvorgänge am Außenkern verlaufen vielfach ohne erkennbaren Zusammenhang mit ihnen.

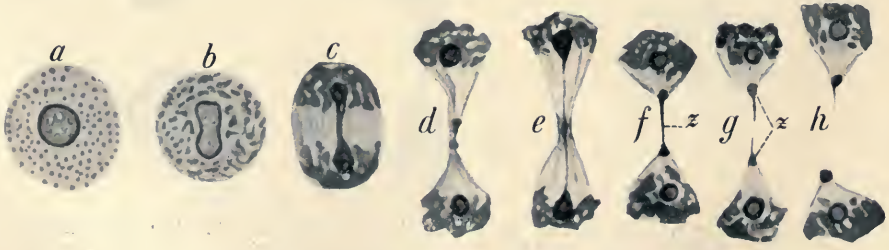



Fig. 169. Kernteilung bei Coccidium Schubergi Sch. Kern mit dichtem Binnenkörper, welcher bei der Kernteilung in die Länge gestreckt und auch geteilt wird. *z* Zwischenkörper, welcher offenbar durch einen zurückgesehnellten Rest der zähen Binnenkörpersubstanz gebildet wird. (Nach Schaudinn.)

Noch mannigfaltiger können die Teilungsbilder am Außenkern sein. Auch sie hängen bis zu einem gewissen Grad von dessen Struktur und seiner Zusammensetzung aus verschieden dichten Substanzen ab. Eine einheitliche Beschreibung und Deutung ist sehr schwer, da, wie oben (S. 16) dargelegt, die Homologisierung der den Außenkern zusammensetzenden Bestandteile infolge vielfach mangelhafter Untersuchungen und infolge der verschiedenen Techniken und Ausdrucksweisen der Autoren unmöglich ist.

Ist der Außenkern sehr dicht gebaut, so vollzieht sich seine Teilung unter dem Bild einer vollkommenen Amitose, so bei Trypanosoma (Fig. 165). Bei vielen Amöben (z. B. A. crystalligera) bleibt auch bei der Teilung die gleichmäßig schaumige Struktur des Außenkerns erhalten. Doch gibt es auch Protozoen, bei denen die Substanzen des Außenkerns sich bei der Teilung morphologisch sondern, ja es kommt bei solchen im Außenkern zur Bildung von vollkommen an die Chromosomen der Metazoen erinnernden Strängen, Fäden, Stäbchen, Kugeln u. dgl.

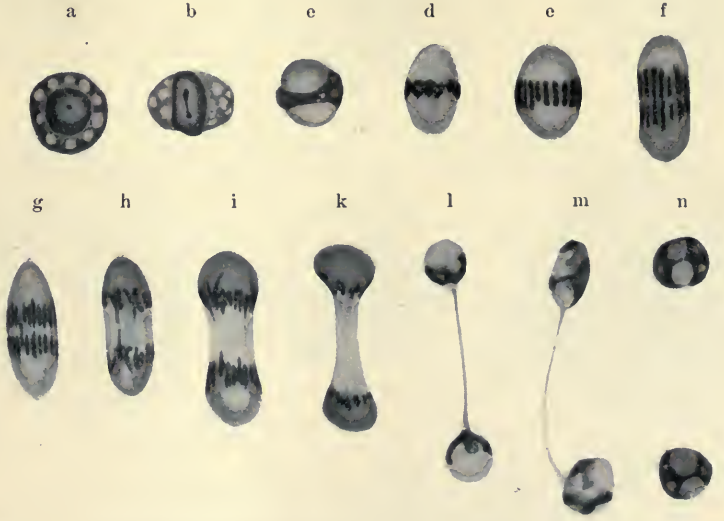



Fig. 170. Vahlkampfia bistadialis Puschk. a Ruhekern. b—n Teilungsphasen des Kerns. b Streckung des Binnenkörpers; Hantel des „Centriols“ (?). c—d Anordnung der Substanz des Außenkerns zum Aequatorialring. d—e Differenzierung und f—k Teilung der „Chromosomen“. l—n Schlußphasen der Kernteilung. Vergr. 1500. (Nach Kühn und Wasielewski.)

Der bestbekannte Fall einer Bildung von chromosomenähnlichen Stäbchen im Außenkern eines Karyosomkerns ist von Wasielewski und Kühn bei Vahlkampfia bistadialis studiert worden. Bei dieser Amöbe zieht sich die ganze Masse des Außenkerns zu einem Ring um den gestreckten Binnenkörper zusammen und sondert sich dann in eine Reihe von Stäbchen, die eine Aequatorialplatte bilden; die Stäbchen teilen sich quer, und die Tochterhälften wandern mit der Streckung der Binnenkörperhantel nach den beiden Polen, wo sie verschmelzen und den sehr dichten Außenkern bilden (Fig. 170).

Sehr eigenartige, durchaus chromosomenähnliche Stränge treten nach neueren, in meinem Institut durchgeführten Untersuchungen im

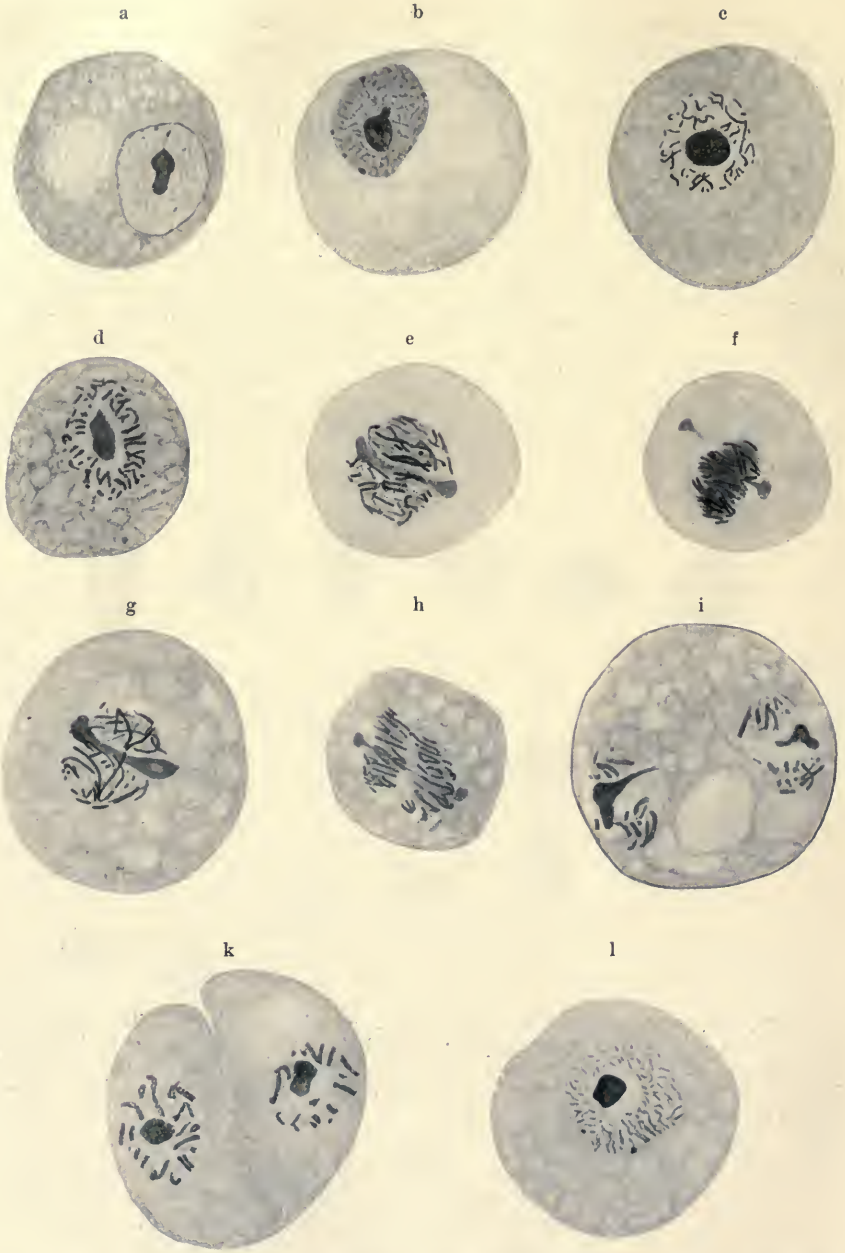



Fig. 171. Kernteilung von Euglena viridis Ehrbg. a Ruhekern. b Ausbildung der Kernfäden. c Chromosomenausbildung. d—e Paarweise Zusammenlagerung der Chromosomen. e Streckung des Binnenkörpers. f Aequatorialplatte. g Spaltung der Chromosomenpaare. h Tochterplatten. i Durchreißung der Binnenkörperhantel, Spaltbildung in den Chromosomen. k Gruppierung der zwei neuen Kerne in den sich trennenden Tochtertieren; alle Chromosomen mit Längsspalt. l Ein Tochtertier; Kern in Rekonstruktion; Doppelnatur der Chromosomon noch erkennbar. Vergr. ca. 1000. (Nach Tschenzoff.)

Außenkern von Euglena viridis auf. Mein Schüler Tschenzoff konnte feststellen, daß bei dieser Art der Binnenkörper sich als homogenes Gebilde hantelförmig durchschnürt wie bei anderen Euglenoideen (vgl. Fig. 163, Fig. 171 e—i). Im Außenkern bilden sich aus dem sehr lockeren Kernnetz fadenförmige Chromosomen (Fig. 171 b—d), welche sich paarweise aneinander legen (Fig. 171 d—f), um bei der Teilung wieder getrennt zu werden, wobei je eines auf jeden der Pole kommt (Fig. 171 g u. h). In der Telophase tritt in jedem Chromosom ein Längsspalt auf, so daß diese geteilt in den Ruhekern eingehen und auf dem Kerngerüst verteilt werden (Fig. 171 k u. l). In der Prophase der neuen Teilung treten sie dann, wie wir sahen, wieder als Doppelchromosomen auf.

Chromosomenähnliche Bildungen sind aber auch bei zahlreichen anderen Typen bläschenförmiger Kerne beschrieben worden, so vor allem bei Kernen mit Amphinucleolus und bei binnenkörperlosen Kernen.

Ein Kern mit Amphinucleolus, bei welchem die Bildung von „Chromosomen“ besonders genau verfolgt wurde, ist der von R. Hertwig studierte Kern von Actinosphaerium Eichhorni. Dieser bildet eine eigenartige Kernspindel von einheitlicher Beschaffenheit, da sich der Amphinucleolus während ihrer Bildung auflöst, wobei die ihn zusammensetzenden Substanzen — nach Hertwigs Annahme Chromatin und Nukleolarsubstanz — sich beide am Aufbau der „Chromosomen“ beteiligen. Letztere sind klein und in großer Anzahl vorhanden (Fig. 178, S. 174).

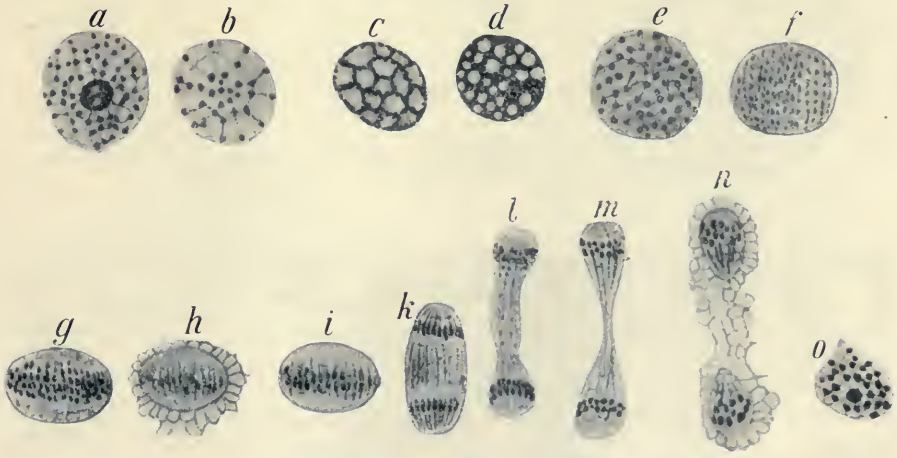



Fig. 172 a—o. Kernteilungsphasen bei Trichosphaerium Sieboldi. a—e Umlagerung des Chromatins unter Auflösung des Amphinucleolus. f Auftreten der Längsstreifung. g—h Bildung der Aequatorialplatte. i Deren Spaltung. k Spindel mit Tochterplatten. l und m Hantelform, Durchschnürung. n Die Tochterkerne. o Umbildung des einen derselben zum Ruhekern. (Nach Schaudinn.)

Aehnliche Vorgänge scheinen sich im Kern von Trichosphaerium Sieboldi (Fig. 172) nach Schaudinn abzuspielen, während die Zusammenhänge, welche zur Bildung großer, scharf umschriebener Chromosomen bei Euglypha alveolata (Fig. 182) führen, noch sehr ungenau bekannt sind. Chromosomenähnliche Bildungen kommen ferner bei den

Kernteilungen vieler höher organisierter Mastigophoren (Polymastiginen, Hypermastiginen, Phytomastiginen, Dinoflagellaten), bei Rhizopoden und Sporozoen (Fig. 176) vor.

Am meisten Berechtigung zur Bezeichnung als Chromosomen bieten uns derartige Bildungen in den Nebenkernen von ciliaten Infusorien. Bei ihnen treten stark färbbare Stäbchen in konstanten, vielfach niederen Zahlen (4, 6) auf, welche vor der Befruchtung entsprechend den Chromosomen der Geschlechtszellen der Metazoen eine Zahlenreduktion erfahren.

Sehr an Chromosomen erinnern auch die Bildungen in den Kernen von Radiolarien (Aulacantha nach Borgert,

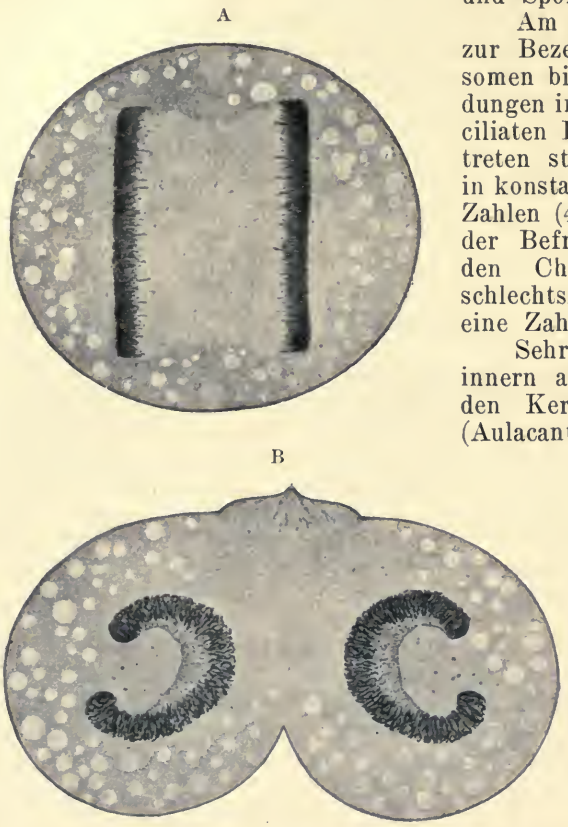



Fig. 173 A und B. Zentralkapsel des Radiolars Aulacantha scolymantha in Teilung. A In der Mitte der Zentralkapsel die auseinanderweichenden Tochterplatten des sich teilenden Kerns. B Zentralkapsel, in die Länge gestreckt und unten eingeschnürt. Die beiden Kernhälften beginnen die neuen Kerne zu rekonstruieren. (Nach Borgert aus Gurwitsch.)

Fig. 174. Schnitt durch den zentralen Teil der Zentralkapsel von Aulacantha scolymantha. Die Aequatorialplatte mit den bandförmigen Chromosomen in Teilung begriffen. (Nach Borgert aus Gurwitsch.)

Fig. 174) und Dinoflagellaten (Ceratium nach Borgert, Fig. 175), welche durch eigenartige Längsspaltungen sich vermehren, ähnlich denen, welche wir oben am Kern von Euglena viridis (Flg. 171) kennen lernten.

Kerne mit sicheren und scheinbaren Chromosomen erinnern, wenn ihnen ein Karyosom fehlt, auch in dem sonstigen Aussehen ihres Teilungsvorganges an Metazoenkerne bzw. Metaphytenkerne und deren Teilung.

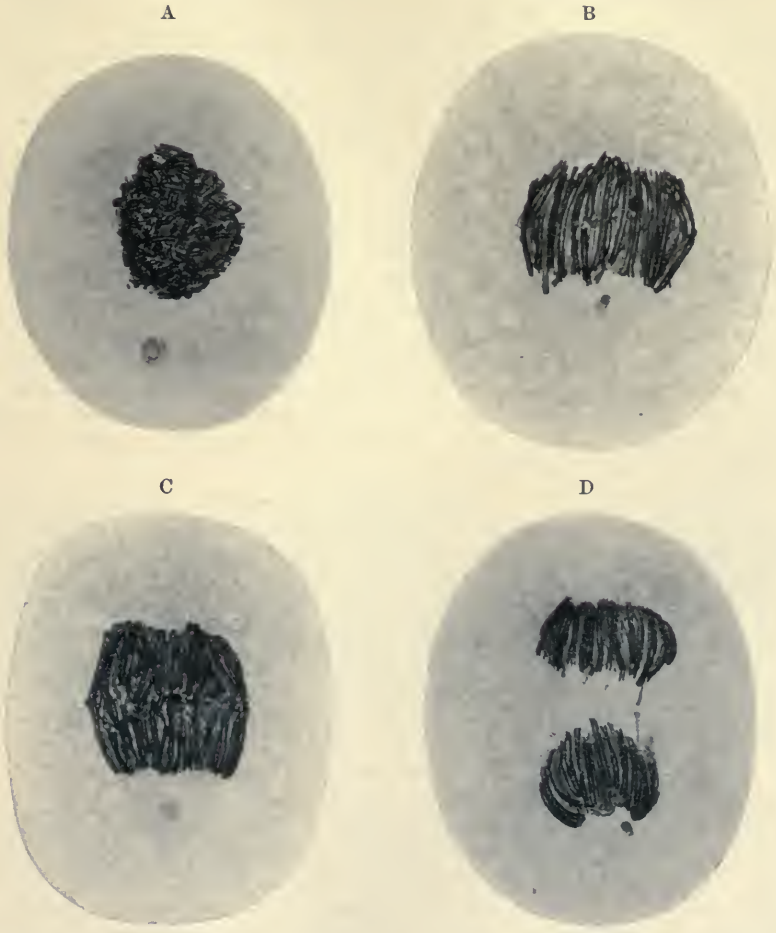



Fig. 175. Ceratium tripos var. subsalsa forma typica. A Kern im Knäuelstadium (segmentierter Knäuel). B Chromosomen, zur Aequatorialplatte zusammengelagert. C Aequatorialplatte in Teilung, Beginn der Tochterplattenbildung. D Fortgeschrittenes Tochterplattenstadium. Vergr. 900. (Nach Borgert.)

Man sieht aus dieser Darstellung, daß die Teilungsbilder der Protozoenkerne eine sehr große Mannigfaltigkeit aufweisen. Während die Kernteilung bei den Metazoen und Metaphyten sehr einheitlich abläuft, begegnen wir hier einer Menge scheinbar sehr verschiedenartiger Typen. Bei den höheren Organismen unterscheiden wir neben der Amitose nur mitotische Kernteilungen mit oder ohne Erhaltung

der Kernmembran. Daß die Form der Spindel, Gestalt, Größe und Zahl der Chromosomen, Größe und Wirkungsbereich der Centrosomen bei den einzelnen Arten Unterschiede aufweisen, ändert nichts an der prinzipiellen Uebereinstimmung aller wesentlichen Faktoren. Es steht dies gut in Einklang mit der Tatsache, daß die ruhenden Kerne der höheren Organismen einen sehr gleichartigen Bau besitzen, so daß wir auch bei ihnen weniger verschiedenartige Typen unterscheiden können als bei den Protozoen.

Bei aller Mannigfaltigkeit glaubt man aber in dem Verhalten der Protozoenkerne bei der Teilung gewisse Gesetzmäßigkeiten erkennen zu können. Hartmann, Chatton und Alexeieff haben versucht, die Typen der Kernteilungsbilder in ein System einzugliedern. Keines dieser Systeme scheint mir einwandsfrei; es ist in ihnen stets willkürlichen Annahmen zu viel Raum gegeben. Und das ist sehr verständlich, wenn wir uns erinnern, wie schwankend und willkürlich die Deutung der einzelnen Substanzen und morphologischen Bestandteile der Kerne und ihrer Teilungsstadien noch ist. Nur bei einer ganz beschränkten Zahl von Protozoenkernen kennen wir mit einiger Sicherheit die den Chromosomen, der Spindel, den Nukleolen der Metazoenkerne homologen Bestandteile. Die verschiedenen Untersucher haben vielfach sehr einseitige, oft auch trügerische Untersuchungsmethoden angewandt und trotzdem mit großer Bestimmtheit die Bezeichnungen „Chromatin“ usw. benützt. Es ist das ein unkritisches Vorgehen, am welchem sich bisher die meisten Forscher beteiligt haben, dessen weitere Verfolgung aber für den Fortschritt der Wissenschaft hinderlich wäre.

Ueberblicken wir die allgemeinen Grundzüge, welche die Kernteilungsbilder bedingen, so finden wir, daß die Mannigfaltigkeit bedingt wird durch das verschiedene Verhalten der zu aktiver Bewegung befähigten und der passiv transportierten Substanzen. Im allgemeinen betrachten wir als erstere die Kerngerüstsubstanz, die Substanz mancher Karyosomen und der Centriolen. Die Kräfte, welche ihre Bewegung vermitteln, sind vermutlich dieselben, welche bei der Protoplasmabewegung wirksam sind: Oberflächenkräfte bei den flüssigen, Quellungs- und Gelatinierungsdruck bei den festen Bestandteilen. Diesen „achromatischen“ Bestandteilen gegenüber scheinen die „chromatischen“ sich nur passiv zu bewegen, geleitet durch Potentialdifferenzen in der „achromatischen“ Grundlage des Kernbaues.

Es ist also verständlich, daß die Kernteilungsbilder bestimmte Beziehungen zum Bau der ruhenden Kerne erkennen lassen. Karyosomkerne liefern andere Teilungsbilder als Kerne mit Amphinucleolus oder als solche, die gar keine oder mehrere kleine Binnenkörper haben. So können wir bisher wenigstens eine Gesetzmäßigkeit in den Kernteilungsbildern der Protozoen erkennen: die Beziehung zum Bau des ruhenden Kerns. Je dichter derselbe strukturiert ist, je reicher er an festen oder zähflüssigen Bestandteilen ist, um so mehr nähert sich sein Teilungsbild dem der Amitose; je reicher an Flüssigkeit der Kern ist, desto mehr nähert sich sein Teilungsbild demjenigen der Metazoenkerne, ja es pflegt dann sogar an eine echte Mitose zu erinnern oder mit ihr vollkommen übereinzustimmen; denn gerade in solchen Kernen sondern sich bei der Teilung Chromosomen- oder chromosomenähnliche Bildungen scharf von der flüssigen Grundsubstanz ab.

In solchen Kernen mit sehr flüssiger Grundsubstanz findet — besonders wenn die Kernmembran während der Teilungsvorgänge aufgelöst wird — in der Regel die gleichmäßige Verteilung des Kerninhalts in Anlehnung an feste Strukturen statt. So sehen wir denn gerade bei solchen Kernen Centrosomen an die Pole der Teilungsfigur treten, in denen die Fasern der Teilungsspindel ihre Vereinigung und ihre Stütze finden. Daher entstehen bei Kernen ohne zentralen Binnenkörper vielfach Teilungsfiguren, welche sehr an solche von Metazoenkernen erinnern, so bei höheren Flagellaten, Gregarinen etc.

Nicht selten finden die Teilungsspindeln solcher Kerne auch ihre Anlehnung statt an Centrosomen an andere feste Strukturen der Zelle, die sich gleichzeitig teilen: so bei Heliozoen am Zentralkorn, bei Flagellaten am Basalkorn der Geißel.

Nach dem Bild der Teilungsfigur können wir bei den bläschenförmigen Kernen ohne zentralen Binnenkörper drei Haupttypen unterscheiden.

### 1. Tonnenförmige Spindeln.

Die Spindelfigur zeigt eine auffällige Breitenausdehnung; die stets erkennbaren Chromosomen oder chromosomenähnlichen Körper ordnen sich zu einer ausgedehnten Aequatorialplatte an, welche sich in zwei Tochterplatten spaltet, wobei eine Längsspaltung der Einzelchromosomen noch sehr selten beobachtet worden ist (Fig. 176).

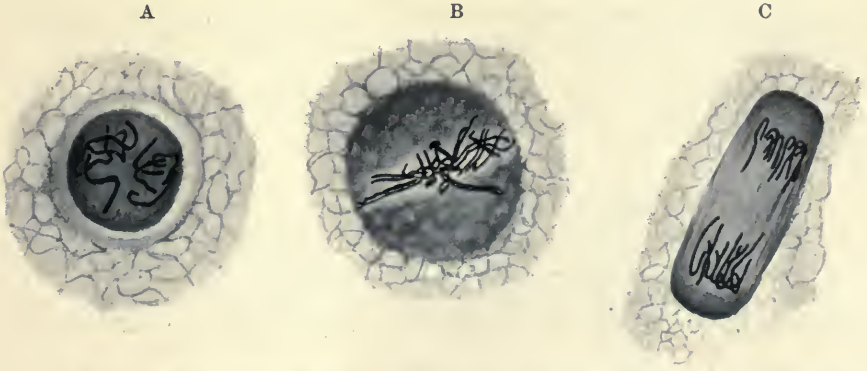



Fig. 176. Monocystis rostrata. Chromosomendifferenzierung bei der Vermehrungsteilung. A Bildung der Chromosomen. Vergr. 1800. B Aequatorialplatte. Vergr. 1300. C Tochterplatten. Vergr. 1300. (Nach K. Mulsow.)

Nach dem Verhalten der sonstigen Substanzen des Kerns können wir zwei Untergruppen unterscheiden:

a) Spindeln ohne erkennbares Teilungszentrum.

Solche sind z. B. bei Trichosphaerium Sieboldi beschrieben worden (Fig. 172). Bei diesem löst sich zuerst der Amphinucleolus auf; chromosomenähnliche Gebilde treten auf und sammeln sich zu einer Aequatorialplatte, während der Kern längsstreifig wird. Die Längsstreifung wird noch ausgesprochener, während die Spindel hantelförmig wird, so daß man den Eindruck der Bildung von Spindelfasern erhält. Die Kerngerüstsubstanz sammelt sich im Verlauf der Teilung an den Polen

in dichterer Masse an, ohne daß es zur Bildung von Polplatten käme (Fig. 172).

Polplatten fehlen auch in den Spindeln von Chilomonas paramaecium (Fig. 177) und von Radiolarien, wie Aulacantha scolymantha (Fig. 173 A). In diesen Fällen handelt es sich um sehr breite, tonnen-

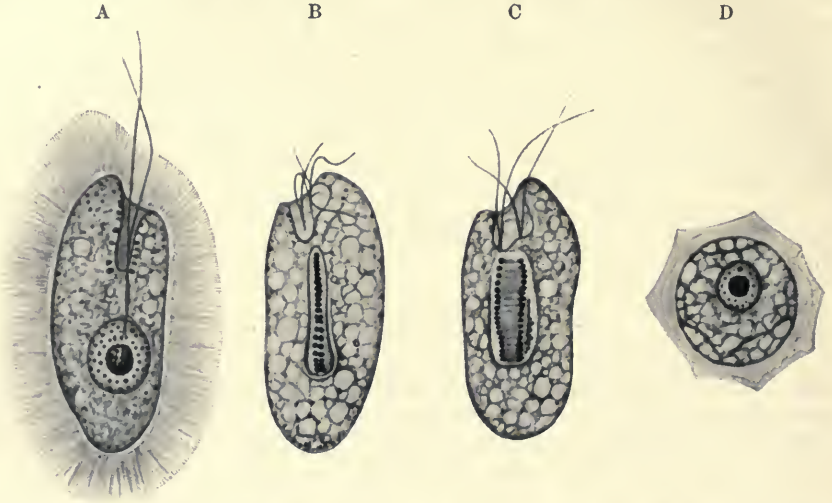



Fig. 177. Chilomonas paramaecium Ehrbg. A Ruhestadium des Kerns, B und C dessen Teilung in tonnenförmiger Spindel. D Cyste. Vergr. 1750. (Nach Alexeieff.)

förmige Spindeln, welche an die Richtungsspindeln mancher Metazoeneier erinnern. Chromosomen sind besonders bei Aulacantha ausgebildet.

### b) Tonnenförmige Spindeln mit Polplatten.

Solche sind am genauesten bei Actinosphaerium Eichhorni nach den Schilderungen von R. Hertwig bekannt. Die Bildung der Chromosomen findet hier unter Beteiligung der Substanz des sich auflösenden Amphinucleolus statt. Die Aequatorialplatte ist wie die

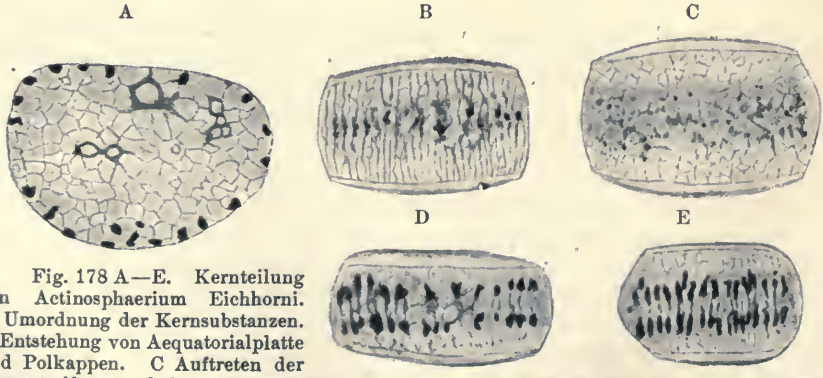



Fig. 178 A—E. Kernteilung von Actinosphaerium Eichhorni. A Umordnung der Kernsubstanzen. B Entstehung von Aequatorialplatte und Polkappen. C Auftreten der Längsstreifung und der „Chromosomen", D und E deren Teilung, Entstehung der Tochterplatten. (Nach R. Hertwig aus Gurwitsch.)

ganze Spindel sehr in die Breite gestreckt. Die Chromosomen spalten sich bei der Bildung der Tochterplatten quer. An beiden Polen bildet sich offenbar aus der Kerngerüstsubstanz je eine dichte Polplatte, welche den Rest des Kerngerüstes an sich zu ziehen und dadurch als Kernteilungsapparat zu funktionieren scheint (Fig. 178).

Solche Polplatten treten nach der Darstellung Schewiakoffs auch bei der Teilung des Kerns von Euglypha alveolata auf, bei welcher dieser Autor auch sehr deutliche, sich der Länge nach spaltende Chromosomen beschrieben hat (Fig. 182).

Als Polplatten sind auch die Anhäufungen von Kerngerüstsubstanz zu bezeichnen, die in den Nebenkernspindeln von Infusorien, wohl auch in den Spindeln von Opalina vorkommen. Bei Paramaecium z. B. sind sie von einem achromatischen Körper abzuleiten, welcher zunächst asymmetrisch in dem Kern auftritt (Fig. 181 B). Auch hier sind Spindelfasern vorhanden; sie können im Hantelstadium des Kerns oft eine erstaunliche Länge erreichen. Bei manchen Formen ist reihenweise Anordnung von „Chromatin"-Körnchen (Fig. 179 u. 181), bei anderen Ausbildung deutlicher Chromosomen beschrieben worden (Fig. 219), welche in konstanten Zahlen auftreten, sich der Länge nach spalten und eine Zahlenreduktion bei Reifungserscheinungen erfahren.

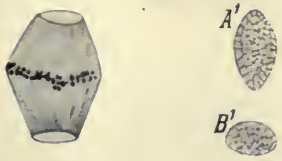



Fig. 179. Fig. 180.

Fig. 179. Stentor coeruleus. Micronucleusspindel. Vergr. 2150. (Nach W. Mulsow.)

Fig. 180. Nebenkern von Campanella umbellaria (L.), gesehen von oben ($A^1$) und von der Seite ($B^1$). (Nach O. Schröder.)

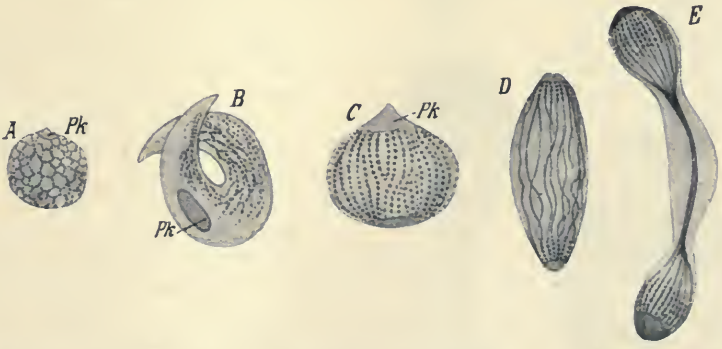



Fig. 181 A—E. Nebenkerne von Paramaecium aurelia. A Vor Beginn der Teilung, B Sichelkern. C Uebergang zur Spindelform D. E Hantelform mit dem eigenartigen Zwischenstück. *Pk* achromatische Substanz, aus welcher sich die Polplatten formen. (Nach R. Hertwig.)

### 2. Centriolspindeln.

Ueber das Vorkommen von Centriolen herrschen bei den verschiedenen Protozoenforschern sehr verschiedene Anschauungen. Sicher ist, daß als Centriolen verschiedenartige Gebilde beschrieben worden sind, von unzweifelhaften Kunstprodukten bis zu Zellbestandteilen, welche mit Recht den Centriolen von Metazoenkernspindeln gleichgesetzt werden. Ein Beispiel solcher Centriolspindeln sind die Kern-

teilungsbilder bei Myxosporidien, welche mit ihren wohlausgebildeten Chromosomen, der Auflösung der Kernmembran und den Polzentren durchaus an die Mitosen von Metazoen erinnern.

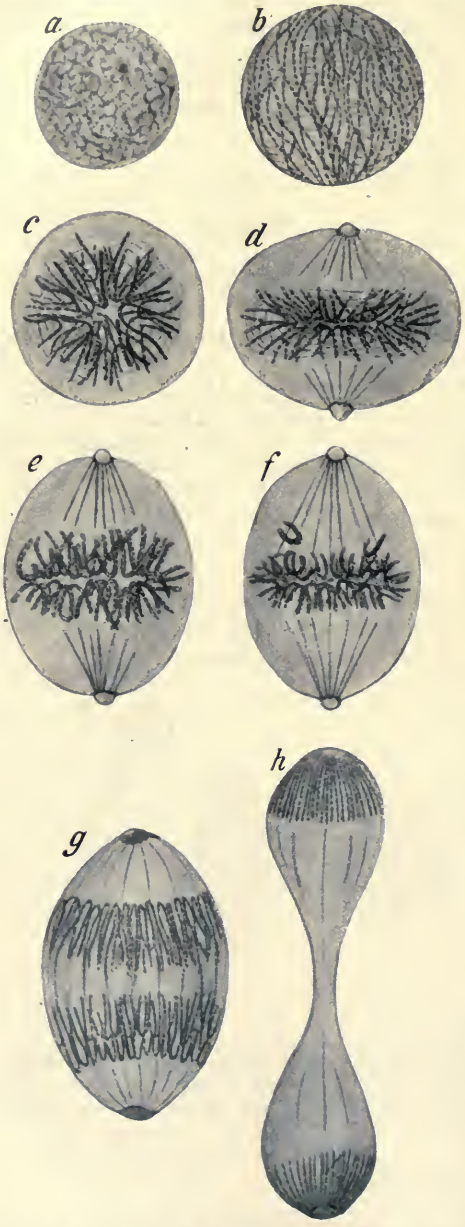



Fig. 182 a—h. Teilungsstadien des Kerns von Euglypha alveolata. (Nach Schewiakoff.)

### 3. Centrosomspindeln.

Sie schließen sich dadurch eng diesem letzten Typus der Protozoenkernspindeln an, welche in keinem wesentlichen Punkte von den echten Metazoenmitosen abweichen. Die charakteristischsten dieser Protozoenmitosen kommen bei Gregarinen vor (Monocystis, Lankesteria u. a.). Bei diesen bilden sich im Innern des Kerns vollkommene Chromosomen in konstanten Zahlen aus. Am Rand des Kerns tritt ein typisches Centrosoma mit auf das Plasma übergreifender Strahlung auf (Fig. 190). Durch dessen Teilung werden zwei Tochtercentrosomen gebildet, welche, an entgegengesetzte Seiten des noch kugeligen Kerns wandernd, die Pole der Spindeln bestimmen. Nach Auflösung der Kernmembran entsteht eine Zentralspindel, an welcher sich die Aequatorialplatte anlagert, um sich in die Tochterplatten zu spalten, welche je einem Centrosomenpol zuwandern (Fig. 190 C, 191).

Diesem Typus gehören wohl auch die Spindeln der kleinen Heliozoen an (Acanthocystis, Rhaphidiophrys, Fig. 186), wenn auch bei ihnen das Centralkorn des Körpers als Centrosoma funktioniert. Doch bedürfte bei ihnen das Verhalten der Chromosomen und Spindel einer Untersuchung mit modernen Methoden.

Die Angaben Schaudinns über ähnlich komplizierte Spindeln bei der Thekamöbe Centropyxis (Fig. 192) betrachte ich mit einigen Zweifeln.

## Multiple Kernteilung.

Multiple Kernteilung, d. h. ein Vorgang, bei welchem durch einen Teilungsakt ein Kern in mehrere Tochterkerne zerfällt, wird für eine Anzahl von Protozoen angegeben. Ob es sich dabei um eine weiter verbreitete regelmäßige Erscheinung handelt, oder um einen abnormen Prozeß, werden erst weitere Forschungen lehren müssen. Es wird dieser Teilungsmodus bei Amöben, Foraminiferen und Myxosporidien beschrieben. Bei Foraminiferen (Calcituba polymorpha Rob., Fig. 183) beschreibt Schaudinn den ruhenden Kern als fein strukturiert, mit körnig verteiltem Chromatin auf einem alveolären achromatischen Gerüstwerk. Bei der multiplen Teilung konzentriert sich das Chromatin zunächst in einem zentralen Klumpen, das Achromatin nimmt eine radiäre Anordnung an, dann wandert alles Chromatin allmählich peripher und lagert sich in gesonderten Klumpen der Kernmembran an, wohin ihm die achromatischen Radien folgen. Jeder der so entstandenen Klumpen liefert beim Zerfall des Mutterkerns einen Tochterkern. Aehnlich verhält sich nach Schaudinn der Kern der Entamoeba coli, nach Doflein der Kern von Myxobolus und Glugea-Arten.

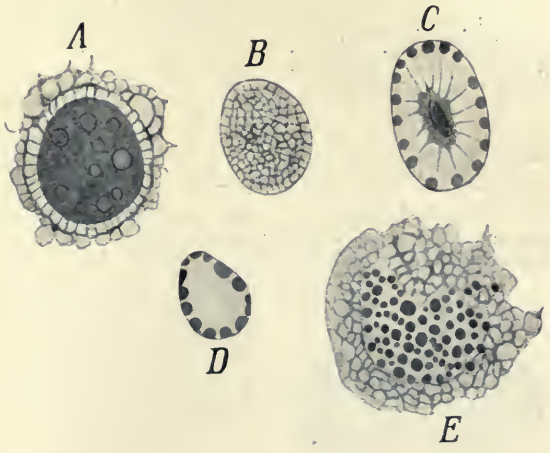



Fig. 183 A—E. Formen der multiplen Kernteilung bei Calcituba polymorpha Roboz. A Gewöhnlicher Kern. B Retikulär gewordener Kern. C, D Ansammlung von Chromatinbrocken an der Kernmembran. E Auswanderung von Chromatintropfen, aus denen neue Kerne werden, ins Plasma. (Nach Schaudinn.)

Zu ähnlichen Bildern führt wohl auch der Zerfall der sog. polyenergiden Kerne. Doch kann man deren Vermehrungsweise nicht als Teilung bezeichnen. Sie stellt einen Spezialfall dar, der unten im Kapitel über die Protozoen als einzellige Organismen besprochen werden wird.

### Die Kernknospung.

Kernknospung kommt — meist in Zusammenhang mit Knospung des Zellkörpers — ziemlich häufig bei den Protozoen vor. Knospung liegt vor, wenn die Teilung des Kernes heteropol ist, wodurch eine Zerlegung des Mutterkerns in zwei ungleich große Tochterkerne herbeigeführt wird. Die Knospung kann sowohl einfache als auch multiple Knospung sein.

Einfache Kernknospung ist bei Amöben und anderen Rhizopoden, bei Ciliaten und ganz besonders häufig bei den Suctorien beobachtet worden. Wo sie genauer untersucht worden ist, handelt es sich fast

stets um massige Kerne. Doch kommt sie auch bei bläschenförmigen Kernen vor.

a) **Einfache Kernknospung** (heteropole Kernteilung).

Bei der inneren Knospenbildung der Suctorien (Fig. 150, S. 155) streckt der massige Kern meist einen einzelnen fingerförmigen Fortsatz in die Knospe hinein, welcher sich unter ähnlichen Erscheinungen (Ausbildung der Längsstreifung etc.), wie sie oben für die gewöhnliche Teilung beschrieben wurden (Paramaecium, Euplotes, Fig. 141, S. 147), vom Mutterkern abschnürt. Meist ist hier der Tochterkern viel kleiner als der Mutterkern.

Fig. 184. Kentrochona gemmipara Romp. Tier in Knospung mit Kernknospung. (Nach Doflein.)

Bei Spirochona gemmipara ist ähnlich wie bei Kentrochona die Kernteilung bei der Knospenbildung häufig sehr ausgesprochen heteropol, indem der in die Knospe hineinragende Kernteil kleiner ist als der im Muttertier verbleibende (Fig. 184). Hier haben wir eine Kernknospung vor uns, welche durch die bemerkenswerten Umlagerungs- und Durchmischungsprozesse, die ihr vorausgehen, sowie durch ihr Aussehen und ihre Bestandteile an eine mitotische Kernteilung erinnert. Die Knospungsspindel ist mit polaren, achromatischen Differenzierungen versehen, welche als Polplatten aufgefaßt werden.

Nach Schaudinns Darstellung sollen im Entwicklungsgang von Haemoproteus noctuae heteropole Kernteilungen vorkommen, die ausgesprochen mitotische Kernknospungen sein sollen. Seine Angaben über Vorkommen von Chromosomen und deren Spaltung, über die Teilung von Centriol und Binnenkörper und über die Entstehung des Blepharoplastes und des ganzen Bewegungsapparates des Haemoproteus durch zwei resp. drei aufeinanderfolgende Kernknospungen haben keine Bestätigung gefunden. Es handelte sich wohl um ein zu heuristischen Zwecken enworfenes Schema, dem zu viel Realität zugeschrieben wurde.

Fig. 185. Multiple Knospung des Hauptkerns von Ephelota gemmipara. (Nach R. Hertwig.)

b) **Multiple Kernknospung.**

Multiple Kernknospung ist ebenfalls für eine Anzahl von Protozoen aus den Gruppen der Rhizopoden und Ciliaten angegeben. Am genauesten ist sie bei den Suctorien studiert worden, wo die massigen Kerne in ganz entsprechender Weise, wie dies oben für die einfache Knospung dargestellt wurde, mehrere Knospen treiben. Am bekanntesten ist dieser Vorgang bei Ephelota gemmipara (Fig. 185; vgl. auch Fig. 151, S. 155).

## Beziehungen zwischen Kernteilung und Plasmateilung bei den Protozoen.

So verschiedenartig die beschriebenen Kernteilungstypen bei den Protozoen auch waren, in einem Punkt stimmten sie fast alle überein. Die Kernteilungsfigur entwickelte sich innerhalb der stets erhalten

bleibenden Kernmembran oder in denjenigen Fällen, wo eine solche fehlte oder während der Teilungsvorgänge schwand, blieb dennoch der Kern mit seinen Teilungsphänomenen auf sein Gebiet beschränkt; seine Teilungsstrukturen griffen nicht auf das Gebiet des Körperplasmas über, und der sich teilende Kern übte keinen sichtbaren Einfluß auf dessen Strukturen aus[1]). Im Zusammenhang damit zeigen denn auch Kernteilung und Plasmateilung bei den Protozoen im Gegensatz zu dem Verhalten bei der Mehrzahl der Metazoenzellen einen ziemlich hohen Grad von Unabhängigkeit voneinander.

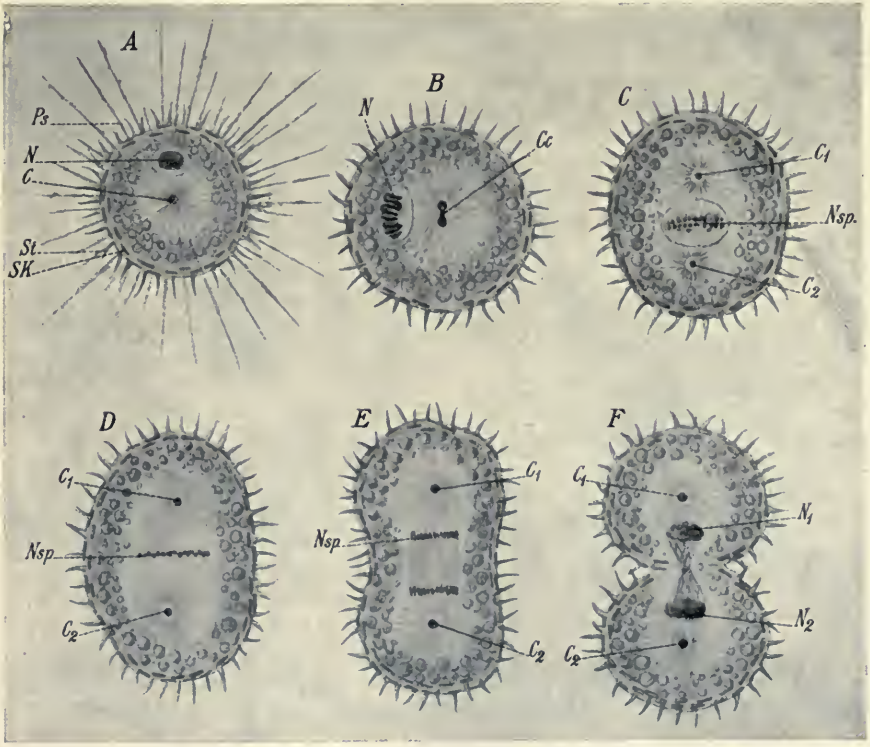



Fig. 186 A—F. Teilung des Heliozoons Acanthocystis aculeata Hertwig und Less. Zur Demonstration des Verhaltens von Zentralkorn und Strahlung. *N* Kern. C Zentralkorn. *Cc* Teilung des Zentralkorns. $C_1$ $C_2$ Zentralkorn je eines Tochtertieres. *Ps* Pseudopodien. *Nsp* Kernspindel. $N_1$ $N_2$ Kerne eines Tochtertieres. *St* Stacheln. *SK* Skelettelemente. (Nach Schaudinn.)

Die einzige Gruppe von Kernteilungsbildern, die hiervon eine Ausnahme machen, bezeichneten wir oben (S. 176) als die Centrosomspindeln; wir haben schon hervorgehoben, daß bei den betreffenden Protozoenarten Ruhekern und Teilungsbilder ganz besonders an die entsprechenden Zustände von Metazoenzellen erinnern.

Bei einer ganzen Anzahl der oben geschilderten Kernteilungstypen konnten wir bereits auf die längsstreifige Anordnung der Kern-

1) Mit Ausnahme von Actinosphaerium: Plasmakegel.

gerüstsubstanz und auf deren Ansammlung in Form von achromatischen Kappen oder Platten an den Polen der Kernteilungsfigur hinweisen. Offenbar sind diese Strukturen der Ausdruck von Bewegungserscheinungen, welche mit dem Teilungsvorgang zusammenhängen. Man hat daher ganz mit Recht schon längst die Längsfaserung mit den Spindelfasern der Metazoenkernspindel, die Polplatten mit deren Zentren verglichen.

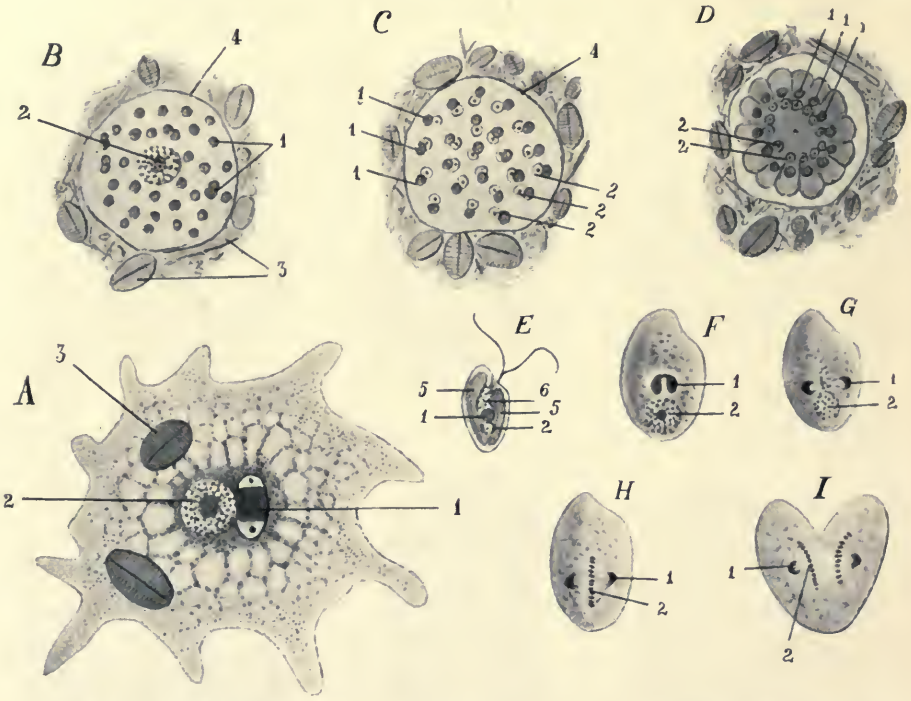



Fig. 187. Paramoeba Eilhardi Sch. A Tier vor der Teilung. *1* Nebenkörper. *2* Kern. *3* gefressene Diatomeen. B—C Phasen der multiplen Vermehrung innerhalb der Cyste. *4* Cystenhülle. D Zerfall in Sprößlinge. E Schwärmer. F—I dessen Teilung. *5* Chromatophoren. *6* Stigma. (Nach Schaudinn und Lang.)

Für die Kernspindel der Metazoen ist es charakteristisch, daß die bei den Teilungsbewegungen beteiligten achromatischen Spindelbestandteile mit dem Zellplasma in Verbindung treten. Das verbindende und vermittelnde Organ ist dabei das Centrosoma, in welchem die Gerüstsubstanz des Zellkerns und diejenige des Zellplasmas bei den Teilungsbewegungen einen gemeinsamen Mittelpunkt finden.

Eine ganz ähnliche Erscheinung finden wir nach Schaudinn bei den mit Zentralkorn versehenen einkernigen Heliozoen (vgl. S. 28 u. 176). Hier teilt sich das Zentralkorn, indem zugleich aus der einheitlichen Strahlung des Körperplasmas eine Doppelstrahlung entsteht. Gleichzeitig gehen im Kern vorbereitende Stadien vor sich, welche zur Bildung und Spaltung einer Aequatorialplatte führen (Fig. 186). Der Kern hat sich ganz ähnlich, wie der Kern von Actinosphaerium, linsenförmig abgeplattet, er zeigt Längsstreifung und Polplatten. In diesem Sta-

dium setzen an seinen beiden Polen die von den beiden Zentralkörnern ausgehenden Strahlensysteme an; indem die Kernmembran schwindet, entsteht eine mit dem Plasma in vollkommener Verbindung befindliche Spindel, das Bild einer Mitose, welche einer typischen Metazoenmitose sehr ähnlich ist. In engstem Zusammenhang vollzieht sich nun die Teilung des Kernes und des Plasmaleibes. Sobald die Tochterplatten auseinanderrücken, zieht sich der Plasmaleib in die Länge und beginnt sich äquatorial einzuschnüren. Wenn die Kernspindel sich hantelförmig durchschnürt, erfolgt dasselbe am Plasmaleib, und während der Kern sich rekonstruiert und seine exzentrische Stellung einnimmt, rundet sich der Körper des Tieres wieder ab und entsendet von neuem seine Pseudopodien, welche in dem Zentralkorn den gemeinsamen Mittelpunkt ihrer Achsenfäden finden und durch diese Stütze die konstante Form des Tieres zu erhalten vermögen.

Aehnlich den Funktionen des Zentralkorns sind diejenigen des eigenartigen Nebenkörpers, den Schaudinn bei Paramoeba Eilhardi entdeckt hat. Derselbe bildet ebenfalls eine eigene „Spindel", welche wie eine Zentralspindel die entstehende Kernspindel erfaßt und richtet, wodurch — wie aus den Figg. 187 hervorgeht — eine phasenweise übereinstimmende Teilung von Kern- und Plasmamaterial herbeigeführt wird. Ein solcher Nebenkörper ist neuerdings von Janicki auch bei den in Sagitta parasitierenden Paramoeba-Arten (P. pigmentifera und P. chaetognathi) entdeckt und beschrieben worden. Nach diesen neuen Angaben handelt es sich um ein sehr eigenartiges Gebilde, welches eher einem Kern als einem Centrosoma vergleichbar ist. Es besteht aus einem kernähnlichen Mittelteil und zwei Polkappen. Letztere enthalten je ein „Centrosoma", welche sich bei der Teilung verdoppeln; der kernähnliche Mittelteil bildet bei der Teilung eine Spindel mit „Chromosomen". Auch der eigentliche Kern hat eine mitotische Teilung mit extranukleären Centrosomen, welche eine deutliche Strahlung um sich herum im Plasma erzeugen (Fig. 188).

Die Natur dieses Nebenkörpers ist noch vollkommen rätselhaft. Janicki hält ihn für einen Kern, und zwar für einen degenerierenden Kern, und nennt ihn Nucleus secundus. Schaudinn hielt ihn für ein Homologon des Centrosomas, und er hat seither eine vielseitige Rolle in den Spekulationen über Kern und Centrosoma, sowie über die angebliche Zweikernigkeit aller Protozoen gespielt. Mir scheint er mehr zu sein als Kern und Centrosoma; man könnte fast an einen symbiotischen Organismus denken.

Mit diesem Nebenkörper stimmt in Aussehen und Lokalisation während der Teilungsphänomene die sogenannte „Sphäre" bei dem Cystoflagellaten Noctiluca miliaris in manchen Punkten überein. Als kompakter Körper in der unmittelbaren Nachbarschaft des Kernes auftretend, teilt sich diese Sphäre in Gestalt einer vollkommen der Kernspindel parallelen Spindel. Der Kern macht alle seine Teilungsschritte innerhalb der Kernmembran durch, wobei er in eigenartiger Form die Sphärenspindel umfaßt, welche mit ihrem zentralen Teil, sobald sie hantelförmig geworden ist, in einer Längsfurche des Kernes ruht (Fig. 189). Indem die Sphäre das Zentrum des strahlig angeordneten Körperplasmas bildet, ist sie von bestimmendem Einfluß auf dessen Teilung. Sie selbst steht aber in engstem Zusammenhang mit dem Kern, was sich schon bei ihrer Entstehung gezeigt hat, da sie durch Substanzaustritt aus dem Kern im Körperplasma hervorgerufen wird.

Ob dabei ein Centrosoma auftritt ist strittig. Bei genauerer Betrachtung zeigen sich aber doch wesentliche Unterschiede zwischen dem Nebenkörper der Paramöben und der Sphäre von Noctiluca. Letztere ist kein konstantes Organell der Zelle und ist gegen das Protoplasma nicht scharf abgegrenzt. Der Nebenkörper von Paramoeba stellt aber, wie besonders aus den neuen Untersuchungen Janickis hervorgeht, ein vollkommen individualisiertes Gebilde dar. Es ist noch nicht möglich, ein sicheres Urteil über die Natur dieser Bildungen auszusprechen.

In einigen anderen Fällen ist das Auftreten eines Centrosomas und zum Teil auch dessen Entstehung aus dem Kern nachgewiesen. So hat Hertwig bei Actinosphaerium die Entstehung eines Centrosomas aus dem Kern bei der Bildung des 1. Richtungskörpers beschrieben. Er hat auch gezeigt, in welch eigenartiger Weise es sich

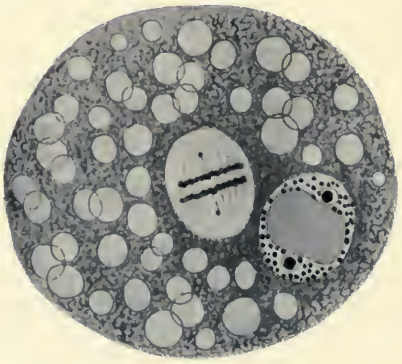


Fig. 188.

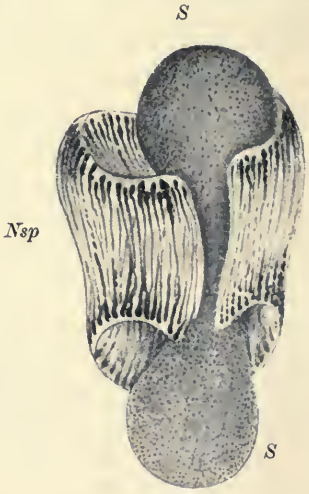



Fig. 189.

Fig. 188. Paramoeba chaetognathi Grassi. Mit Kern in Spindelbildung und Nebenkörper. Vergr. 3000. (Nach Janicki.)

Fig. 189. Mittleres Teilungsstadium des Kernes von Noctiluca miliaris. *Nsp* Kernspindel. *S* die Sphäre in Hantelform. (Nach Calkins aus Gurwitsch.)

zu den polaren Plasmakegeln in Beziehung setzt, jenen Bildungen, welche auch ohne Auftreten von Centrosomen bei der gewöhnlichen Kernteilung nicht encystierter Individuen vorhanden sind und auch dort auf eine — vielleicht die Teilung des Kernes unterstützende — Beeinflussung des Protoplasmas durch die Kernteilung hinweisen.

Schaudinn konnte zeigen, daß bei der Knospenbildung der einkernigen Heliozoen der Kern durch eine einfache Teilung, ohne Beteiligung des Zentralkorns sich vermehrt. Dann bildet sich aber im Kern der Knospe ein neues Zentralkorn, welches aus demselben heraustritt und den Mittelpunkt des Plasmaleibes einnimmt.

Schließlich wären hier die sehr charakteristischen und gut ausgebildeten Centrosomen der Gregarinen zu erwähnen. Bei Monocystis magna z. B. (Fig. 190) erinnern sie in einer sehr auffälligen Weise

an die Centrosomen in Metazoeneiern, Man sieht sie zuerst in der Einzahl neben dem Kern auftreten, dann sich teilen, auseinander und an die Spitzen der unter ihrem Einfluß sich bildenden Kernspindel wandern. Dabei üben sie auf das

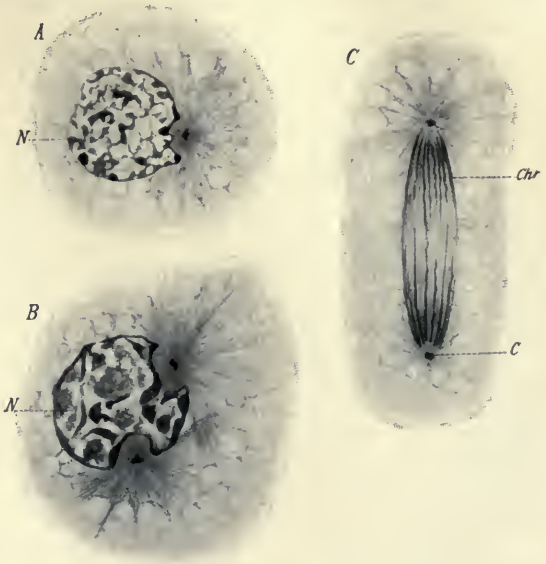



Fig. 190 A—C. Die Centrosomen von Monocystis magna. A Auftreten des Centrosomas, Einbuchtung der Kernwand. B Das Centrosom hat sich geteilt, beide Derivate haben eine intensive Strahlung entwickelt und buchten die Kernwand ein. C Die Centrosomen sind auseinandergerückt, die Kernsubstanzen haben sich zu einer langen Spindel gestreckt. *C* Centrosom. *N* Kern. *Chr* chromosomenartige Chromatinmassen. (Nach von Dr. Scheel gefertigten Präparaten des Münchener Zool. Instituts.)

umgebende Zellplasma einen starken Einfluß aus, was sich aus der Bildung prachtvoller Strahlungsfiguren ergibt. Solche Strahlungen treten auch bei anderen Gregarinen auf, mit ihnen verbunden eigenartige polare Differenzierungen der Spindel, z. B. bei Urospora und Gonospora nach Brasil (Fig. 191).

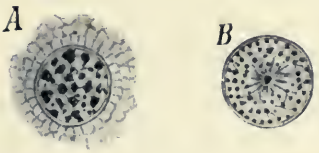


Fig. 191.

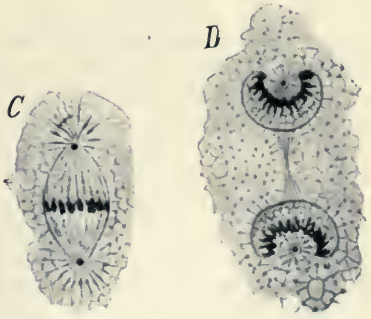



Fig. 192.

Fig. 191 A—D. Spindelbildungen bei den Gametocytenkernen von Gregarinen. A, B von Urospora lagidis de St. J., C, D von Gonospora varia Lég. (Nach Brasil.)

Fig. 192 A—D. Kern und Kernteilung von Centropyxis aculeata. A Ruhend. B Auftreten des Centriols. C Spindel mit Centrosomen, Plasmastrahlung und Aequatorialplatte. D Beginnende Rekonstruktion der Tochterkerne. (Nach hinterlassenen Zeichnungen von Fr. Schaudinn.)

Auch bei Centropyxis aculeata, einem beschalten Süßwasserrhizopoden, sollen nach Schaudinn Strahlungen auftreten, welche ihren Mittelpunkt in Centrosomen (Fig. 192) besitzen; diese entstehen aus einem im Kern sich bildenden Centriol.

In einer ganzen Reihe von Fällen sind auch Beziehungen der Centriolen zu Regionen des Plasmas sowie zu Organellen des Protozoenkörpers nachgewiesen worden, welche bei der Teilung und bei den Neubildungsvorgängen nach der Teilung sich bemerkbar machen.

Die vielfältigen und verschiedenartigen Kernvermehrungstypen, welche wir hier kennen gelernt haben, erschöpfen noch bei weitem den Reichtum nicht, welchen das Protozoenreich auf diesem Gebiet aufweist. Wir werden später (weiter unten und im speziellen Teil) noch wiederholt auf weitere Kernvermehrungserscheinungen zu sprechen kommen. Hier seien noch einige mit der Kernvermehrung zusammenhängende Erscheinungen von allgemeinerer Bedeutung besprochen.

Wir erwähnten schon oben die relative Unabhängigkeit der Kern- und Plasmateilung. Ebenso unabhängig voneinander scheinen vielfach im gleichen Zellleib eingeschlossene Zellkerne in ihren Teilungsvorgängen zu sein. Bei Myxosporidien, bei vielkernigen Opalinen, bei Rhizopoden sehen wir nicht selten einen oder wenige Kerne in Teilung, während alle übrigen Kerne des gleichen Individuums im Ruhezustand verharren.

Umgekehrt läßt sich aber auch manchmal eine überraschende Uebereinstimmung im Teilungszustand aller im gleichen Zellleib eingeschlossenen Kerne feststellen. Dies gilt z. B. vielfach für die parallel sich teilenden Haupt- und Nebenkerne der Ciliaten, für die oft in größerer Anzahl vorhandenen Nebenkerne von solchen, welche häufig sich vollkommen simultan teilen.. Sehr auffallend ist das gleichartige Verhalten der Kerne bei Trichosphaerium Sieboldi, bei Pelomyxa binucleata, bei Arcella vulgaris und einer neuerdings von mir entdeckten Difflugia binucleata; da können wir feststellen, daß die Kerne auch in den vegetativen Stadien immer gleichartig ausgebildet sind, und wenn sie zur Teilung schreiten, befinden sich immer sämtliche Kerne des gleichen Individuums beim gleichen Teilungsschritt, was ein sehr eigenartiges Bild ergibt.

Das verschiedene Verhalten der Kerne scheint darauf hinzuweisen, daß eine für uns allerdings optisch nicht nachweisbare verschieden weitgehende Individualisierung der „Energiden“ vorliegen kann. (Als Energide bezeichnet Sachs je einen Kern mit seinem Plasmabereich, einerlei, ob derselbe in einer vielkernigen Zelle oder in einem vielzelligen Verband enthalten ist.)

So habe ich ja auch bei Noctiluca nachgewiesen, daß, solange das Plasma einheitlich ist, die Kernteilungen bei der Knospenbildung simultan verlaufen, daß sie aber mit der steigenden Sonderung der Plasmakomplexe immer unabhängiger voneinander werden.

Schließlich ist hier noch als weiterer Beleg für den innigen Zusammenhang zwischen dem Zellleben und den Strukturen und Vorgängen am Kern anzuführen, daß bei manchen Protozoen die Kerne in verschiedenen Stadien des Zeugungskreises (s. unten) sich nach verschiedenen Typen teilen. So haben wir schon zwei verschiedene Kernteilungstypen bei Actinosphaerium erwähnt (es gibt ihrer 5), für Coccidium, Plasmodiophora, Amoeba, Entamoeba etc. sind ebenfalls 2 Typen, für Entamoeba coli sind 5 Typen angegeben. Diesen Fällen

ließen sich zahlreiche weitere anschließen. Sie zeigen alle, daß eine Beziehung zu besonderen Zuständen der Zelle vorliegt, ohne daß uns bisher die kausalen Zusammenhänge erkennbar wären. Doch scheint auch hier der relative Reichtum des Kernes an den einzelnen Substanzen, welcher ja offenbar vom physiologischen Zustand abhängig ist — die ausschlaggebende Rolle zu spielen.

## Teilungsdauer und Vermehrungsrate.

Der Teilungsvorgang nimmt bei den verschiedenen Protozoenarten eine sehr verschieden lange Zeit in Anspruch, wie aus der beigedruckten Tabelle hervorgeht. Die Zeit, welche von den ersten Anzeichen der Teilung bis zur vollkommenen Durchtrennung und Rekonstruktion der Tochtertiere verstreicht, schwankt von wenigen Minuten bis zu vielen Stunden, selbst Tagen. Eine absolute Gesetzmäßigkeit in der Abhängigkeit dieser Dauer von gewissen konstanten Faktoren läßt sich bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse nicht feststellen. Doch ergibt sich ein deutlicher Zusammenhang zwischen Teilungsdauer und Größe des Individuums sowie dessen Organisationshöhe. Kleine Tiere teilen sich im allgemeinen schneller als große, und vor allem teilen sich einfach gebaute Formen schneller als solche mit hochdifferenzierter Organisation.

| Art | Teilungsdauer | Autor der Angabe |
|---|---|---|
| Pelomyxa binucleata | $7^1/_2$ Stunden | Schaudinn |
| Amoeba crystalligera | 3 Minuten | „ |
| Amoeba vespertilio | 1 Stunde | Doflein |
| Pyxidicula operculata | 10 Minuten | „ |
| Cochliopodium pellucidum | 30 „ | „ |
| Euglypha alveolata | 2 Stunden | Schewiakoff |
| Hyalopus Dujardini | 1—3 Wochen | Schaudinn |
| Euglena viridis | 3—4 Stunden | Blochmann u. Keuten |
| Opalina ranarum | 40—50 Minuten | Nußbaum |
| Paramaecium aurelia | ca. 2 Stunden | Ehrenberg |
| Stylonychia mytilus | 1—2 Stunden | Stein |
| Vorticella microstoma | $^1/_2$ Stunde | Quennerstedt |

Aehnlich verhält es sich mit der Vermehrungsrate. Wie weiter unten dargelegt wird, ist dieselbe ja von mancherlei inneren und äußeren Einflüssen abhängig; im allgemeinen ist aber das Tempo, in welchem eine Protozoenart unter normalen Bedingungen von einem Teilungsschritt zum nächsten eilt, für sie charakteristisch. In der umstehenden Tabelle ist für einige Arten die Anzahl der in einem bestimmten Zeitabschnitt beobachteten Teilungen und der dadurch erzielten Individuen aufgeführt. Auch hier ist eine gewisse Beziehung zur Größe und zur Organisationshöhe erkennbar. Von der Teilungsrate hängt die Massenentfaltung mancher Protozoenarten ab, bei denen wir, z. B. bei Paramaecium caudatum, aus wenig Individuen in wenig Tagen Hunderttausende heranzüchten können; von ihr hängt infolgedessen die Gefährlichkeit der Parasiten und Krankheitserreger ab, von ihr auch die Brauchbarkeit einer Art für ganze Kategorien unserer Beobachtungen und Experimente.

Aeußere Einflüsse haben einen wesentlichen Einfluß auf das Tempo, in dem die Vermehrung der Protozoen vor sich geht. Vor allem kommt da die Temperatur in Betracht, wie schon aus der Tabelle hervorgeht. Neuere Untersuchungen zeigen, daß die Beschleu-

nigung der Vermehrung bei Protozoen (z. B. Actinosphaerium) durch Erhöhung der Temperatur sich nach dem van't Hoffschen Gesetz richtet, welches besagt, daß chemische Reaktionen bei Erhöhung der Temperatur um je 10° C mit doppelter bis dreifacher Schnelligkeit ablaufen.

| Art | Zahl der Teilungen in 24 Stunden bei 15—30° C | Erzielte Individuen | im Zeitraum |
|---|---|---|---|
| Stylonychia pustulata | 3 | 91 | in 6 Tagen |
| „ mytilus | 2 | ca. 50—60 000 | in 1 Monat (berechnet) |
| Spirostomum teres | 1—2 | | |
| Paramaecium aurelia | bei 14—18° 1<br>bei 18—20° 2<br>bei 24—28° 3 | ca. 1 384 416 | in 42 Tagen (berechnet) |
| Chlamydophrys stercorea | zahlreiche | aus „wenigen" viele Hunderte<br>„viele Tausende" | in 24 Stunden<br>„in einigen Tagen" |

Auch Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums können die Teilungsrate erhöhen oder herabsetzen. Einzelheiten über diese Erscheinungen finden sich im Kapitel über die Biologie der Protozoen weiter unten gemeinsam mit den sonstigen Einflüssen des Mediums dargestellt (Kapitel IV E). Gesetzmäßige Rythmen der Teilungsrate sind im Abschnitt über die Theorien der Fortpflanzung behandelt.

## Teilung von anderen Zellbestandteilen.

Wir haben früher schon gehört, daß einige Kategorien von Zellbestandteilen, wie z. B. Chromatophoren, Pyrenoide, Stigmata, Blepharoplaste, Parabasalapparate, undulierende Membranen etc., ebenfalls

Fig. 193 A—C. 3 Stadien der Teilung von Trichomonas batrachorum Perty. (Nach Dobell).

bei einem Teilungsakt geteilt werden können. Die Einzelheiten solcher Teilungsvorgänge sind noch recht wenig erforscht.

Doch steht immerhin fest, daß Organellen, welche in der Längsrichtung parallel zur Teilungsebene verlaufen, vielfach längs gespalten werden, während solche, deren Längendurchmesser senkrecht zur Teilungsebene steht, quer durchgeteilt werden. Als Beispiel führe ich eine Figur von Trichomonas ranarum (Fig. 193) an, bei welchem Tier man gleichzeitig Kern, Blepharoplast und undulierende Membran in Teilung sieht, während die Geißeln verteilt werden, so daß hier eine partielle Neubildung stattfinden muß. Das ist bei Cilien und Geißeln meistens der Fall, indem die eine Hälfte des Tieres neue Bewegungsorganellen erzeugen muß. Doch auch direkt geteilte Organellen erfahren oft Ergänzungen. So muß bei der Querteilung von Ciliaten mit lang durch den Körper sich erstreckendem Reusenapparat, welcher mitten durchgeteilt wird, das vordere Tochtertier ein hinteres, das hintere ein vorderes Ende des Reusenapparates hinzuergänzen. Weiteres über diese Probleme findet sich unten im Kapitel über Entwicklungsgeschichte.

## Die Befruchtung bei den Protozoen.

Bei den meisten Protozoen sehen wir durch die gewöhnlichen, im vorigen Kapitel geschilderten Teilungs- oder Knospungsvorgänge längere Zeit hindurch eine Vermehrung der Individuen erfolgen, wobei jedes Tochtertier mit dem Muttertier in allen Eigenschaften vollkommen übereinstimmt. Bei vielen Protozoenformen hat sich aber diese Vermehrungsfähigkeit durch Teilung als nicht unbegrenzt erwiesen. Bei manchen Arten nach wenig Teilungen, bei anderen nach vielen hundert oder tausend Teilungen, durch welche Millionen von Individuen entstanden sind, werden in die regelmäßige Reihe der Teilungen Vorgänge eingeschaltet, welche eine große Aehnlichkeit mit der Befruchtung der Metazoen und Metaphyten besitzen. Das Wesentliche dieser Vorgänge, dasjenige, was ihnen bei allen Arten gemeinsam ist, besteht in der Verschmelzung von Kern- und Plasmabestandteilen zweier Individuen der gleichen Species. In der Regel sind es sogar ganze Individuen, welche mit ihrem Zellleib und ihrer Kernmasse untereinander verschmelzen.

Diese eigenartigen Vorgänge erfolgen unter Erscheinungen, welche im Protozoenreich eine außerordentlich große Mannigfaltigkeit besitzen. Wir glauben in ihnen aber gleichartige Zusammenhänge zu erkennen, welche mich veranlassen, meine Darstellung nach gewissen, gleichartigen Gesichtspunkten anzuordnen. Diese Gesichtspunkte sind wesentlich teleologischer Art, indem die Vorgänge so beschrieben werden, als seien sie von einem bewußten Wesen eingeleitet, um den gewünschten Endzweck — nämlich die Befruchtung — herbeizuführen.

Beim Befruchtungsakt unterscheiden wir 4 Phasen:

1) Phase der Annäherung der Individuen (bei den Metazoen entspricht ihr die Begattung).
2) Phase der Individuenvorbereitung (bei den Metazoen entspricht ihr die Reifung der Sexualzellen).
3) Phase der Verschmelzung (bei den Metazoen entspricht ihr der eigentliche Befruchtungsakt).

4) Phase der Folgeerscheinungen (bei den Metazoen entspricht ihr die Bildung eines neuen Individuums durch Entwicklung aus dem Ei).

Die Phase der Annäherung kann vor oder nach der durch morphologische Umwandlungen gekennzeichneten Vorbereitungsphase der Individuen eingeschaltet sein. Auch sonst kommen bemerkenswerte Verschiedenheiten vor, welche wir zusammenfassend erörtern wollen, nachdem wir die Haupttypen der Befruchtung besprochen haben, wobei wir die einzelnen Phasen nicht trennen, sondern gemeinsam im natürlichen Zusammenhang behandeln wollen.

Tritt bei der Befruchtung eine vollständige Verschmelzung der beiden beteiligten Individuen ein, so nennen wir den Vorgang Kopulation. Als Konjugation bezeichnen wir dagegen die vorübergehende Vereinigung zweier Individuen, welche bei dieser Gelegenheit Kernsubstanzen untereinander austauschen. Dieser Befruchtungstypus kann allerdings Modifikationen erfahren, welche ihn sekundär in den wesentlichen Vorgängen der Kopulation sehr ähnlich machen.

## A. Die Befruchtung durch Kopulation.

### 1. Gameten und Agameten.

Wenn die gewöhnliche Teilung bei einem Protozoon eine gewisse Zeit hindurch immer wieder gleichartige Individuen hervorgebracht hat, so entwickeln sich schließlich aus den Produkten einer Teilung solche, welche von den gewöhnlichen Vertretern der Species sich in ihren Lebensschicksalen sehr wesentlich unterscheiden. Statt sich in der üblichen Weise weiterzuteilen, sind sie entweder dazu bestimmt, als ganze Individuen sich mit je einem anderen in einem Befruchtungsakt zu vereinigen, oder sie liefern erst durch Teilungen besonderer Art solche zur Kopulation bestimmte Individuen.

Alle zur Vereinigung in einem Befruchtungsakt bestimmten Individuen bezeichnen wir als Gameten. Wir unterscheiden sie dadurch von den gewöhnlichen (vegetativen) Individuen, welche wir in der Regel einfach bei ihrem Namen nennen, indem wir von der Amöbe, dem Coccidium, dem Haemosporidium oder Trypanosoma sprechen. Vielfach genügt dies, um den Gegensatz zu den Gameten der betreffenden Form klar zu machen. Will man den Gegensatz noch schärfer kennzeichnen, so benennt man die gewöhnlichen vegetativen Stadien als Agameten, wodurch ausgedrückt ist, daß es sich um Individuen handelt, welche nicht zur Kopulation bestimmt sind.

Wenn die beiden zur Vereinigung bestimmten Gameten in Bau, Größe und sonstigen Eigentümlichkeiten vollkommen gleichartig sind (soweit wenigstens gegenwärtig unser Unterscheidungsvermögen geht), so werden sie als Isogameten, der Befruchtungsakt, bei welchem sie sich vereinigen, als Isogamie bezeichnet.

Sind die Gameten durch Größe, Bau oder sonstige Eigentümlichkeiten unterscheidbar, so daß wir zwei Sorten erkennen können, von denen je ein Gamet der einen Sorte sich mit je einem Gameten der anderen Sorte vereinigt, so sprechen wir von Anisogameten und Anisogamie.

### 2. Die isogame Kopulation.

Bei der Isogamie nähern sich zwei vollkommen gleichartig aussehende Gameten der betreffenden Protozoenart und verschmelzen miteinander. Vorher, d. h. entweder vor der Annäherung, oder während die beiden Individuen schon aneinander gelagert sind, geht der Verschmelzung die Vorbereitung durch Ausstoßung von Substanzen aus beiden Gametenkernen voraus. Die Gameten verschmelzen mit ihren Plasmaleibern und ihren durch den Vorbereitungsakt „gereiften" Kernen zur Zygote.

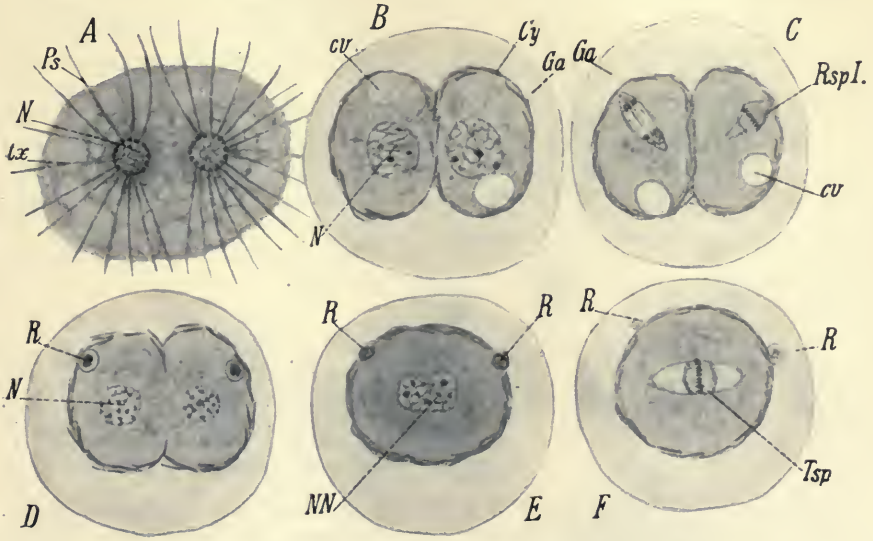



Fig. 194 A—F. Isogame Kopulation bei Actinophrys sol. A Vereinigung der Individuen (Gameten). B Cystenbildung. C und D Reifung. E Kopulation. F Erste Teilungsspindel des Zygotenkerns (*Tsp*). *Ps* Pseudopodien. *tx* Achsenfaden. *N* Kern. *cv* kontraktile Vakuole. *Ga* Gallerthülle. *Cy* Kieselcyste. *RspI* 1. Richtungsspindel. *R* Richtungskörper. *NN* vereinigte Gametenkerne. (Nach Schaudinn.)

Der am besten beschriebene Fall von Isogamie ist die Kopulation bei dem Heliozoon Actinophrys sol (nach Schaudinn). In länger gezüchteten Kulturen dieser Art findet man Individuen mit noch ausgestreckten Pseudopodien paarweise miteinander verschmelzend (Fig. 194). Vielfach verschmelzen auch mehrere Paare zu einem größeren Komplex, welcher auch in der Folgezeit vereinigt bleibt, doch erfolgt die Kopulation immer nur zwischen je zwei zusammengehörigen Paarlingen.

Die vereinigten Individuen ziehen allmählich ihre Pseudopodien ein und sinken zu Boden, wo sie sich mit einer dicken, sehr durchsichtigen Gallerthülle umgeben. Der Protoplasmaleib wird dabei etwas bräunlich und stärker lichtbrechend. Mit der Einziehung der Pseudopodien schwinden auch die Achsenfäden, so daß das Protoplasma der Cyste keine Andeutung von radiärem Bau mehr aufweist. Längere Zeit sind noch die pulsierenden Vakuolen erkennbar. Innerhalb der Gallerthülle wird von jedem der beiden Individuen eine (kieselige) Hülle abgesondert.

Darauf erfolgen in jedem der beiden Individuen Vorgänge, welche sehr an die Richtungskörperbildung bei den Metazoen erinnern. Es ist dies die Vorbereitungsphase, durch welche die beiden Individuen in kopulationsfähige Gameten umgewandelt werden.

Es rückt nämlich der Kern jedes der beiden in der Cyste vereinigten Individuen an die Oberfläche und teilt sich zweimal mitotisch, wobei jedesmal ein kleiner Körper, einem Richtungskörper vergleichbar, abgeschnürt wird[1]). Ob dabei eine Chromatinreduktion herbeigeführt wird, ist noch nicht bekannt, wie denn überhaupt der ganze Vorgang noch einer genauen Untersuchung bedarf.

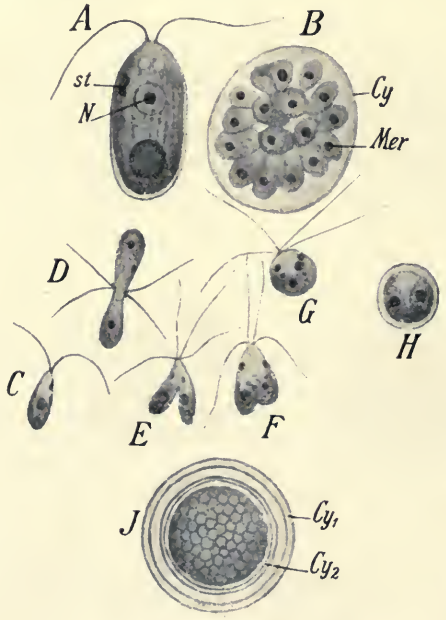



Fig. 195 A—J. Gametenbildung und Kopulation bei Chlamydomonas Steinii Gor. A Agames Individuum. *N* Kern. *st* Stigma. B Ein solches zerfällt nach erfolgter Encystierung in zahlreiche Gameten. *Mer* Merogameten. *Cy* Cystenhülle. C—G Phasen der isogamen Kopulation dieser Merogameten. H Zygote. J Dieselbe nach längerer Entwicklung. $Cy_1$, $Cy_2$ die beiden Cystenhüllen. Vergr. 750. (Nach Goroschankin.)

Sind die beiden Gameten durch die Abschnürung der Richtungskörper gereift, so erfolgt die Auflösung der sie trennenden Membran, Verschmelzung der Zellleiber und Verschmelzung der Gametenkerne. Aus den beiden Individuen von Actinophrys ist eine einheitliche Zygote entstanden.

Kurz darauf teilt sich dieselbe von neuem in zwei Individuen, welche sich mit einer festen Cystenhülle umgeben und als Ruhestadien längere Zeit verharren. Ich muß hinzufügen, daß Distaso angibt, daß von Anfang an nicht zwei Individuen zusammentreten, sondern daß die Gameten durch Teilung eines einheitlichen Individuums entstehen; danach würde es sich, ähnlich wie bei Actinosphaerium, um eine Autogamie (s. unten) handeln. Entsprechende Angaben haben Keysselitz und Prowazek gemacht.

Ein sehr schönes Beispiel von Isogamie bietet auch das zu den Eugleniden gehörige Flagellat Copromonas subtilis dar. Wie Fig. 196 erkennen läßt, erfolgt hier die Reduktion des Kernes während des Verschmelzungsvorganges der Gameten (Fig. 196 B). Nach der Verschmelzung umgibt sich die Zygote mit einer Cystenhülle (Fig. 196 D u. E).

In diesen Fällen handelt es sich also um Kopulation von ganzen Individuen, nach erfolgter Reifung (Hologameten). In anderen

1) Schaudinn hat in seiner Publikation (1896) die Bildung nur eines Richtungskörpers angegeben. Später hat er, wie er mir 1905 mündlich mitteilte, den zweiten auch nachgewiesen, was von anderen Autoren seither bestätigt wurde.

Fällen erfolgt vor der Kopulation eine Zerteilung jedes Individuums in mehrere oder zahlreiche kleinere Gameten (Merogameten), so

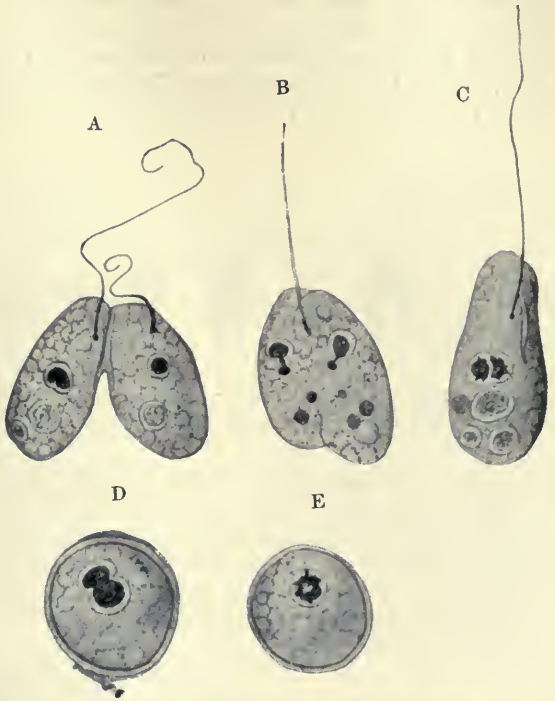



Fig. 196 A—E. Isogamie bei Copromonas subtilis Dobell. A Vereinigung der Gameten. B Reduktion. C Kernverschmelzung. D und E Encystierung der Zygote. (Nach Dobell.)

daß durch die geschlechtliche Periode zweier Individuen die Entstehung einer größeren Anzahl von Zygoten herbeigeführt wird.

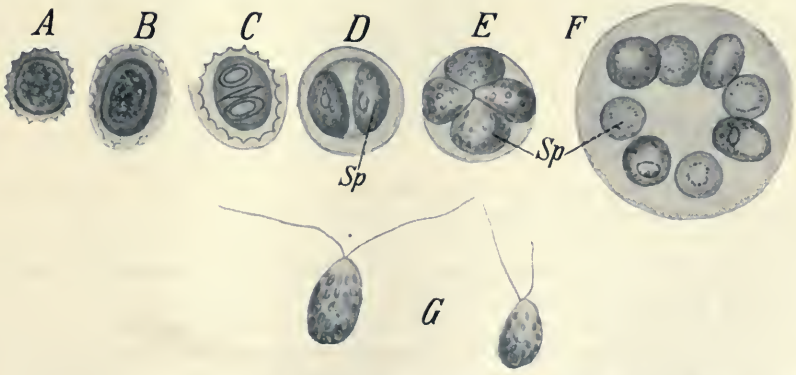



Fig. 197 A—G. Keimung einer Zygote von Chlamydomonas Ehrenbergii Gor. A, B Quellung. C—F Unter weiterer Quellung der Cystenhülle erfolgende Teilung des Inhalts in 2, 4, 8 Nachkommen. (*Sp* Sporozoiten.) G Dieselben nach dem Ausschwärmen. Vergr. 750. (Nach Goroschankin.)

Das ist bei vielen Flagellaten und nach Schaudinn, Lister und Winter bei den Foraminiferen der Fall. Bei manchen Flagellaten, z. B. bei Polytoma uvella, entstehen in jedem Individuum 4 Gameten, bei anderen Formen aber kommt es durch wiederholte Teilung zur Bildung einer viel größeren Anzahl von Gameten (vgl. Chlamydomonas Fig. 195 u. 197 und Stephanosphaera Fig. 198). So z. B. auch bei der Thekamöbe Trichosphaerium (Fig. 184), wo die Isogameten

Fig. 198 a—i. Kopulation bei den Flagellaten Stephanosphaera pluvialis Cohn. a Gamet. b—h Verschmelzungsstadien der Isogameten. i Zygote. (Nach Hieronymus.)

durch Zerfall eines Individuums in zahlreiche mit je zwei Geißeln versehene Schwärmer entstehen. Zwei von verschiedenen Individuen abstammende Isogameten verschmelzen, nachdem sie ihre Geißeln abgeworfen haben, zu einer Zygote (Fig. 199 D), aus welcher sich ein junges Tier entwickelt. Dies letztere weicht, wie wir später sehen werden, in wichtigen Eigenschaften von dem Muttertier der Gameten ab.

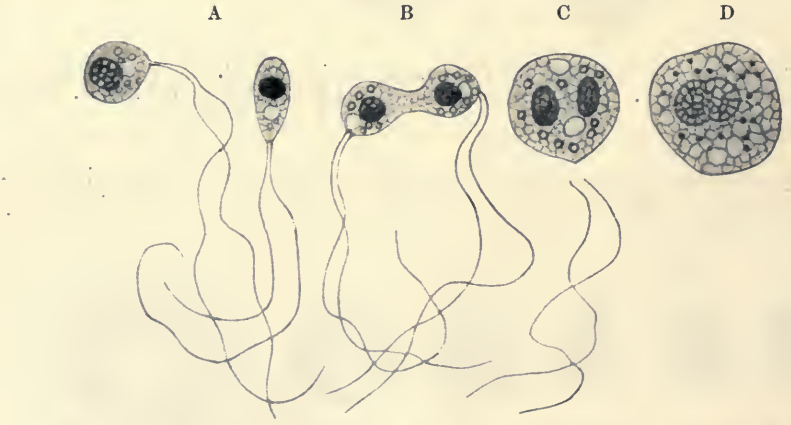



Fig. 199. Isogameten von Trichosphaerium Sieboldi (A) und ihre Kopulation (B und C). D Die Zygote. (Nach Schaudinn.)

Ganz ähnlich verläuft die Gametenbildung (Gametogonie) und die isogame Kopulation bei Polystomella und Peneroplis.

Bei diesen Prozessen ist Richtungskörperbildung nicht bekannt geworden; inwiefern nach der Ansicht mancher Autoren in der Vorbereitungsphase eine „Reifung“ der Gameten erfolgt, ist unten erörtert.

Prinzipiell ähnlich, aber in den begleitenden Umständen erheblich abweichend, ist die Isogamie mancher Gregarinen (Monocystis,

Ophryocystis, Gregarina). Hier erfolgt zunächst eine Annäherung und Aneinanderheftung von zwei freien Individuen, welche, oft schon im Jugendzustand miteinander vereinigt, ihre Wachstumsperiode gemeinsam durchmachen, um sich schließlich gemeinsam zu encystieren (vgl. Fig. 186). Doch findet zwischen ihnen zunächst, soweit bisher bekannt ist, keinerlei Austausch oder Verschmelzung statt. Vielmehr

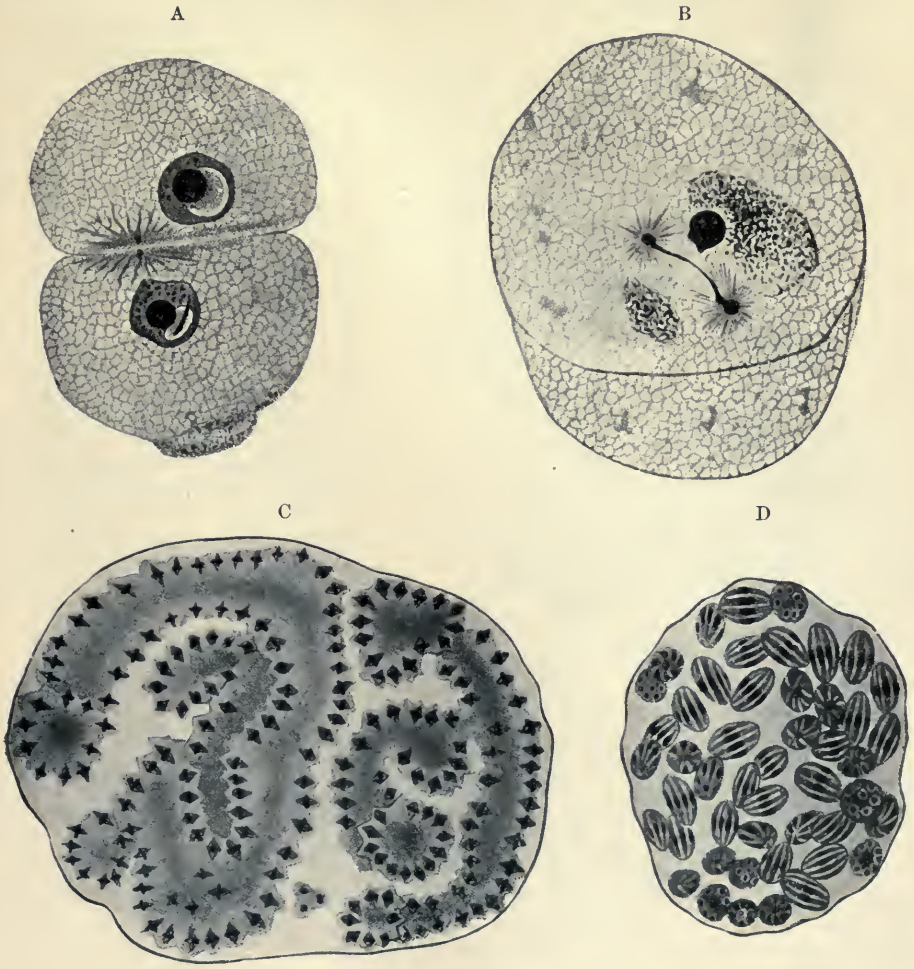



Fig. 200 A—D. Lankesteria aseidiae. A Zwei sich vereinigende Individuen. Die Strahlung bezeichnet die Stelle, wo sich die Oeffnungen am Vorderende berühren. B Kernzerfall und Spindel des neugebildeten Kernes. C Bildung der Gameten (Merogameten) um die unregelmäßigen, wurstförmigen Restkörper. Kerne noch in Spindelbildung. D Cyste mit zahlreichen Sporen, welche je 8 Sporozoite enthalten. (Nach Siedlecki.)

geht in jeder von ihnen ein Vermehrungsvorgang vor sich, welcher zur Bildung zahlreicher Gameten führt.

In jedem der beiden in die Cyste vereinigten Individuen, z. B. von Lankesteria ascidiae (nach Siedlecki), teilt sich der Kern, indem aus geringen Teilen des alten Kernes sich eine Spindel bildet,

während der Hauptteil samt dem großen Amphinucleolus zugrunde geht, resp. im Zellplasma aufgelöst wird. Aus der winzigen ersten Spindel gehen Kerne hervor, welche sich fortgesetzt weiterteilen, so daß bald jedes der beiden encystierten Individuen von zahlreichen Kernen erfüllt ist (Fig. 200). Indem um jeden der schließlich resultierenden Kerne sich ein kleiner Plasmakörper sammelt, entstehen zahlreiche kugelige Gameten. Es sind bei Lankesteria und anderen Gregarinen (Monocystis z. T.) Isogameten; sie sind in beiden gemeinsam encystierten Individuen,

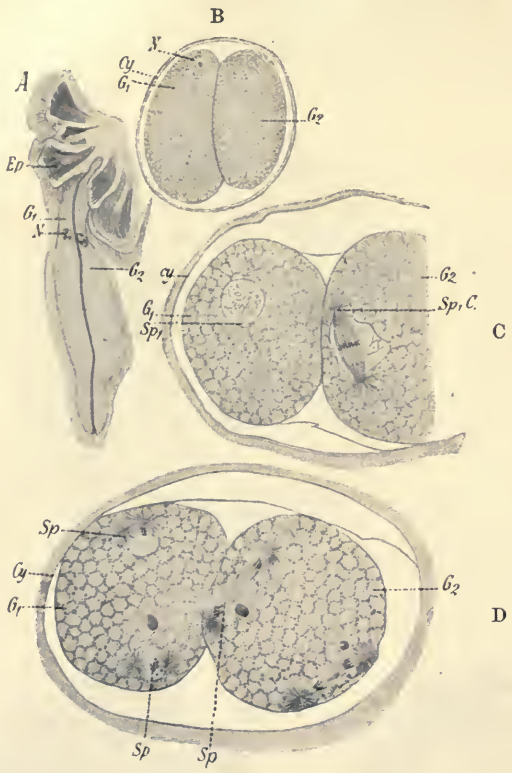



Fig. 201 A—D. Monocystis magna. A Vereinigung von zwei Gregarinen, welche B sich mit einer gemeinsamen Cystenhülle umgeben. C, D In beiden erfolgen Kernteilungen, deren Produkte schließlich die zahlreichen Gametenkerne sind. $G_1$, $G_2$ die beiden Gametenelterzellen. *Ep* Epithel der Samenblase des Regenwurmes, an welches die Gregarinen sich angeheftet haben. *N* Gregarinenkern. *Sp* deren Teilungsspindeln. *Cy* die Cystenhülle. (Nach Cuénot.)

soweit wir bisher wissen, in Gestalt, Bau und Größe gleich. Sie lösen sich unter eigentümlich zitternden Bewegungen, deren Ursache noch nicht bekannt ist, von den vom Mutterorganismus übrig bleibenden umfangreichen Resten los, und durch ihre Vereinigung entstehen halb so viel Zygoten, als Gameten vorhanden waren. Es verschmelzen erst Zellplasma, dann alsbald die Kerne. Vor der Kopulation findet eine Reduktion der Kerne statt, in einzelnen Fällen ist die sehr deutliche

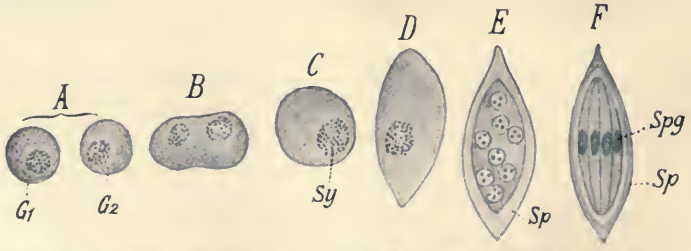



Fig. 202 A—F. Isogamie bei der Gregarine Monocystis magna. A Die sich nähernden Gameten $G_1$ und $G_2$. B Deren Verschmelzung (*Sy* das Synkaryon). D—F Sporenbildung durch Streckung (D), Teilung des Kernes in 8 Tochterkerne (E) und Ausbildung einer Sporenhülle *(Sp)*, Bildung von 8 sichelförmigen Keimen *(Spg)*. (Nach Cuénot.)

Reduktion der Chromosomenzahl genau verfolgt worden. Die beiden sich vereinigenden Gameten stammen auch bei den isogamen Gregarinen der eine von dem einen, der andere von dem andern der in der Cyste sich vereinigenden Individuen ab.

In jeder Zygote vermehrt sich nach der Kopulation der Befruchtungskern; es entstehen 8 Kerne, dann umhüllt sich das ganze Gebilde mit einer Sporenhülle, und um jeden der 8 Kerne formt sich ein Sporozoit.

### 3. Die anisogame Kopulation.

Bei der anisogamen Kopulation sind die Gameten voneinander deutlich unterscheidbar; die Unterschiede können gering, sie können aber auch sehr groß sein. Sie können sich auf die Größe, auf die Form und den Bau der Gameten erstrecken. Mit dem Bau hängt die Bewegungsfähigkeit eng zusammen. In der Regel findet eine Differenzierung zwischen zwei Sorten von Gameten statt, von denen die eine größer, unbeweglicher, plumper in der Form und reicher an Reservestoffen ist, während die andere kleiner, beweglicher, schlanker gebaut und ganz arm an Reservestoffen ist.

Um den Ueberblick zu erleichtern, können wir vier Gruppen unterscheiden:

a) Anisogamie zwischen Gameten von geringem Unterschied in Größe, Form und Beweglichkeit;

Fig. 203. Anisogame Konjugation bei Chlamydomonas Braunii Gor. 1 Vereinigung der Gameten. 2 Verschmelzung. 3 Kern- und Zellleibverschmelzung. *ek* Makro-, *sk* Mikrogametenkern. Deutlich die abstehenden Zellhüllen. (Nach Goroschankin aus Oltmanns.)

b) zwischen Gameten von geringem Unterschied in der Größe, großem Unterschied in der Form und der Beweglichkeit;

c) zwischen Gameten von großem Unterschied in der Größe, geringem in der Form und der Beweglichkeit;

d) zwischen Gameten von großem Unterschied in Größe, Form und Beweglichkeit.

#### a) Anisogamie zwischen Gameten von geringem Unterschied in Größe, Form und Beweglichkeit.

Es sind sowohl Fälle bekannt, in denen die wenig voneinander differenten Anisogameten beide Hologameten darstellen, als auch Fälle, in denen beide Merogameten sind. Mir ist dagegen kein Fall bekannt, in welchem bei geringen Unterschieden der eine Gamet einem ungeteilten Individuum entspräche, während der andere einer Zerteilung eines solchen seine Entstehung verdankte. Doch sind die hierhergehörigen Fälle noch wenig untersucht.

Die einigermaßen genügend untersuchten Beispiele für diese Form der Kopulation finden sich in der Gruppe der Chlamydomonadinen (vgl. Fig. 203).

b) Anisogamie zwischen Gameten von bedeutendem Unterschied in der Größe, geringem Unterschied in Bau und Bewegungsweise.

Die Erscheinungen in dieser Gruppe erscheinen mit denjenigen in der vorigen eng verbunden, indem nicht selten bei der gleichen Art beide Formen der Anisogamie vorkommen.

Als Beispiel führe ich die Kopulation bei Chlorogonium euchlorum Ehrb. nach Stein an. Hier ist der Unterschied zwischen den Gameten fast nur in der Größe bedingt, welche durch den verschiedenen Teilungsmodus veranlaßt ist (Fig. 204).

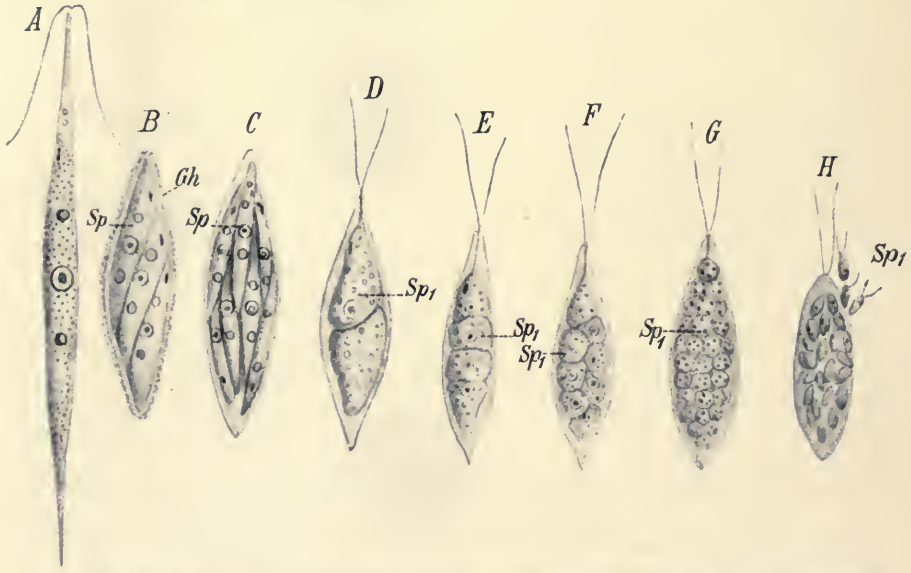



Fig. 204 A—H. Chlorogonium euchlorum. A Agames Individuum. B—C Entstehung der großen Gameten *(Sp)*, innerhalb einer Gallerthülle *Gh*. D—H Entstehung der kleinen Gameten *($Sp_1$)* durch fortgesetzte Teilungen in freibeweglichem Zustand innerhalb der Zellmembran. (Nach Stein.)

Auch bei Chlamydomonadinen kommt diese Form der Anisogamie vor, wobei vielfach der kleinere Gamet von dem größeren bei der Verschmelzung sozusagen aufgesaugt wird — ein Uebergang zu der unten behandelten vierten Gruppe von anisogamen Kopulationsvorgängen (vgl. hierzu auch Fig. 203).

c) Anisogamie zwischen Gameten von geringem Unterschied in der Größe, von bedeutendem Unterschied in der Form und oft auch in der Beweglichkeit.

Bei den hierher gehörigen Formen finden wir vielfach schon sehr große Differenzierungen der Gametentypen. Damit im Zusammen-

hang ergibt sich eine große Mannigfaltigkeit im Bau der Gameten beider Typen. Es handelt sich stets um Merogameten, also Gameten, welche durch Vielfachteilung eines gewöhnlichen Individuums entstehen.

Ein sehr gut studiertes Beispiel liefert die Anisogamie bei einigen Gregarinenfamilien, z. B. den Stylorhynchiden und Dactylophoriden (nach Léger). Bei Stylorhynchus longicollis F. St. legen sich, wie auch sonst bei den Gregarinen, zwei Individuen aneinander, bilden zusammen eine kugelige Cyste und zerfallen, nachdem bei ihnen immer deutlicher geschlechtliche Differenzierung erkennbar geworden war, in zahlreiche Gameten (Merogameten), welche die Oberfläche eines lappigen Restkörpers bedecken (Fig. 205 A). Jede der beiden Gregarinen bildet eine besondere Sorte von Gameten. Die der einen sind kugelig; sie haben klares Plasma und einige stark lichtbrechende Granulationen, und sind vollkommen unbeweglich. Die Gameten, welche aus der zweiten Gregarine hervorgehen, sind lang und schlank, birn- oder spindelförmig, und besitzen einen schlanken, geißelartigen Schwanzfortsatz, welcher ihnen eine bedeutende Beweglichkeit verleiht[1]). Die

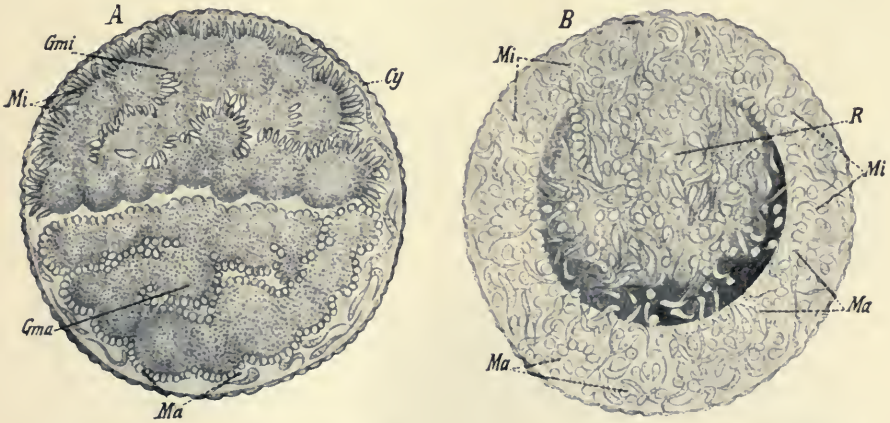



Fig. 205 A und B. Gametenbildung und Befruchtung bei der Gregarine Stylorhynchus longicollis F. St. A Die beiden gemeinsam encystierten Individuen in der Umwandlung in zahlreiche Merogameten begriffen. *Gmi* erzeugt die bewegliche Sorte der Gameten *(Mi)*, *Gma* die unbewegliche Sorte *(Ma)*. B Umeinanderwirbeln der Gameten beim Befruchtungsakt. *Cy* Cyste. *R* Restkörper. (Nach Léger.)

schließlich zur Befruchtung gelangenden unter diesen beweglichen Gameten haben einen großen bläschenförmigen Kern und einen wohldifferenzierten, den Körper der Länge nach durchziehenden Faden im Innern (wohl eine formgebende Stütze). Wenn die Gameten ausgebildet sind, beginnen die beweglichen Gameten einen wilden Tanz, durch welchen die Gameten beider Sorten stark durcheinander gewürfelt werden (Fig. 205 B). Dann erfolgt Kopulation zwischen je einem kugeligen, unbeweglichen und je einem birnförmigen, beweglichen Gameten, welche zur Abkugelung und Kernverschmelzung führt (Fig. 206).

1) An dieser Stelle lassen wir außer acht, daß es bei jeder Art zwei Sorten von solchen beweglichen Gameten gibt.

Die so entstandenen Zygoten nehmen eine längliche abgeplattet-dreieckige Form an; der Kopulationskern vermehrt sich durch Teilung auf 8, und indem die typische Gregarinensporocyste sich bildet, sondern sich um die Kerne die 8 Sporozoiten. Uebrigens ist hervorzuheben, daß bei den Gregarinen außer den geschilderten Befruchtungstypen noch eine große Zahl von Modifikationen der Gametendifferenzierung

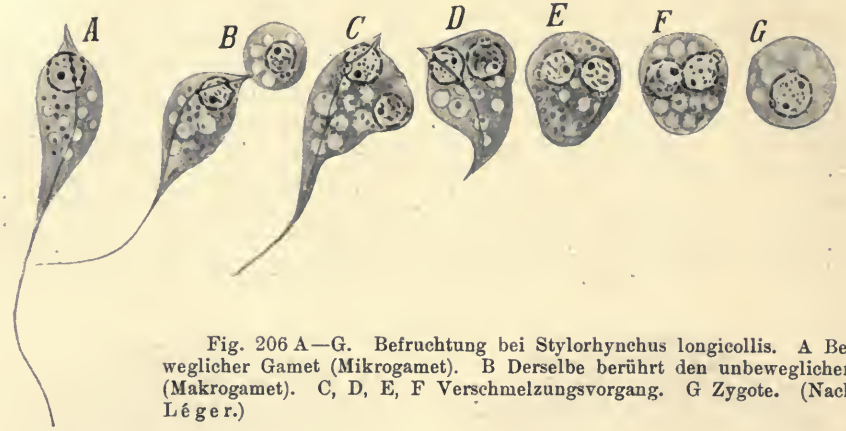



Fig. 206 A—G. Befruchtung bei Stylorhynchus longicollis. A Beweglicher Gamet (Mikrogamet). B Derselbe berührt den unbeweglichen (Makrogamet). C, D, E, F Verschmelzungsvorgang. G Zygote. (Nach Léger.)

vorkommt. Man kann bei ihnen eine vollständige Reihe nachweisen, welche in kontinuierlichen Uebergängen von vollkommener Isogamie bis zu extremer Anisogamie führt. Einzelheiten darüber, sowie über die theoretische Bedeutung dieser Uebergänge finden sich im speziellen Teil dieses Buches.

### d) Anisogamie zwischen Gameten von bedeutendem Unterschied in Größe, Form und Beweglichkeit.

In dieser letzten Gruppe sind diejenigen Formen der Protozoenkopulation enthalten, welche am meisten an die Befruchtung bei den Metazoen erinnern. Während die eine, kleinere Sorte von Gameten immer mehr in Bau, Bewegung und Funktion an Spermatozoen sich annähert, wird die größere, reservestoffreichere Gametenform einem Metazoenei immer ähnlicher.

Ein ausgezeichnetes Beispiel für die verschiedenen Stufen der Ausbildung dieses Kopulationsmodus bieten die Coccidien und Hämosporidien. Bei den Arten der Coccidiengattung Adelea z. B. differenzieren sich im Laufe der Entwicklung zweierlei Sorten von Individuen, aus denen die Gameten entstehen. Beide Sorten von Gameten entstehen durch Teilungsvorgänge als Merogameten. Die großen Gameten gehen aus den zahlreichen kleinen Keimen hervor, in welche sich ein Agamet geteilt hat; sie wandern in Zellen des Wirtes ein und wachsen zu großen reservestoffreichen Gameten heran. Die kleine Sorte entsteht durch Teilung eines Agameten in wenige reservestoffarme Individuen, welche je zu einem der großen Gameten hinwandern und sich an ihn anlegen, um die Kopulation zu vermitteln. Ehe diese eintritt, erfolgt in beiden Individuen ein Vorbereitungsprozeß, welcher sehr an die Reifungserscheinungen bei den Geschlechtszellen der

Metazoen erinnert. In dem großen reservestoffreichen Gameten rückt der Kern an die Oberfläche und schnürt eine Art von primitivem

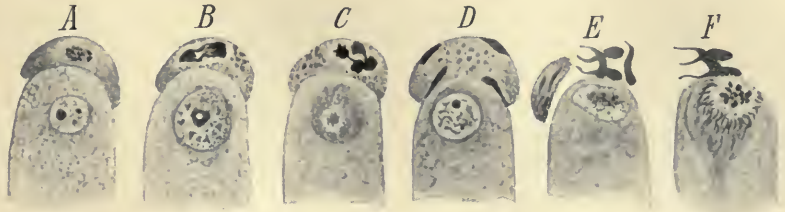



Fig. 207 A—F. Adelea ovata, Befruchtung. A Mikrogametocyt, dem oberen Teil des Makrogameten anliegend. B—D Reifungsteilungen im ersteren. E Die Mikrogameten sind frei geworden, daneben liegt der Rest ihrer Mutterzelle. F Befruchtung; ein Mikrogamet ist eingedrungen und hat sich mit dem Makrogametenkern zur Befruchtungsspindel vereinigt. Drei der Mikrogameten sind nicht zur Befruchtung gelangt und gehen außerhalb zugrunde. (Etwas modifiziert und kombiniert nach Schaudinn und Siedlecki.)

Richtungskörper ab, indem er einen Teil seiner Substanz in Form eines Klumpens über die Zelloberfläche hinaus ausstößt. Unterdessen

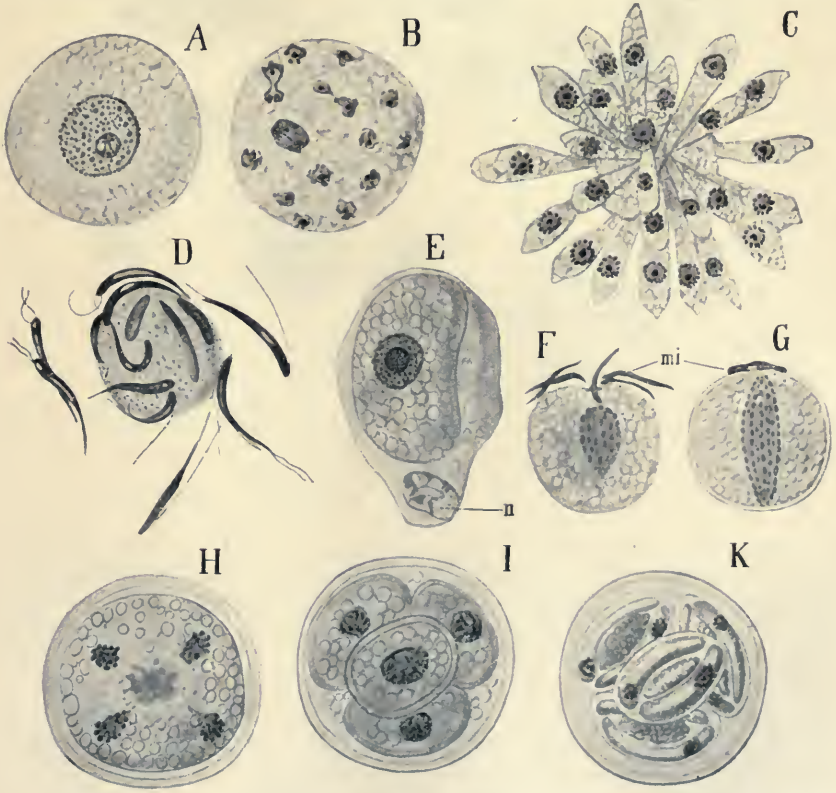



Fig. 208. Coccidium Schubergi. A—C Agame Individuen und ihre Vermehrung. D Zahlreiche Mikrogameten, in der Ablösung von ihrem Restkörper begriffen. E Unreifer Makrogamet innerhalb der Wirtszelle (deren Kern *n*). F, G Befruchtung (*mi* Mikrogameten). H, I, K Metagame Teilungen, Sporenbildung. (Nach Schaudinn.)

geht in dem kleineren Individuum eine zweimalige Kernteilung vor sich. Von den entstandenen 4 Mikrogameten gehen 3 zugrunde, einer tritt in den großen Gameten ein und kopuliert mit dessen Kern, wobei ein eigenartiges Gebilde, die sog. Befruchtungsspindel, entsteht (Fig. 207). Sie kondensiert sich allmählich zum Befruchtungskern der Zygote, rückt in deren Mitte und teilt sich wiederholt. Indem um jeden der so entstehenden 15—25 Kerne sich ein Protoplasmaklumpen absondert und dieser eine Schale ausbildet, entstehen die Sporen, in denen eine nochmalige Kernteilung zur Bildung der sichelförmigen Keime, der Sporozoiten führt.

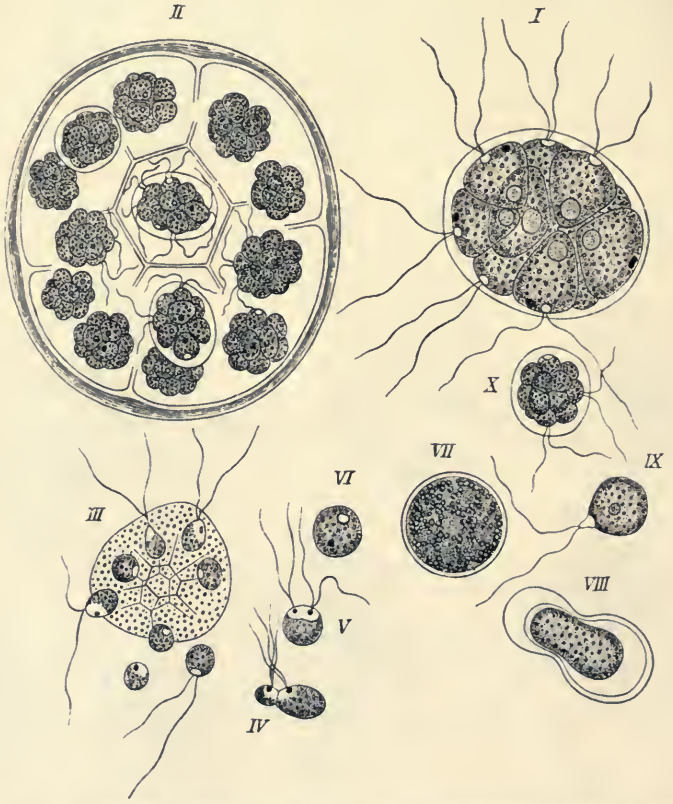



Fig. 209. Pandorina morum. I Agamer Individuenkomplex (Kolonialindividuum). II Agame Vermehrung der 16 Individuen der Kolonie zu 16 Tochterkolonien. III—X Geschlechtliche Fortpflanzung. III Ausschlüpfen der Gameten aus einem Teilindividuum. IV—VI Stadien der Anisogamie. VII Ruhende Zygote. VIII Keimung der letzteren. IX Der daraus ausschlüpfende Schwärmer. X Dessen Umwandlung durch metagame Teilungen in ein junges Kolonialindividuum. (Nach Pringsheim aus Oltmanns.)

Bei Coccidium finden wir einen Fortschritt hauptsächlich darin, daß die sehr zahlreichen Gameten der kleinen Sorte durch die Konzentrierung des Chromatins, die Ausbildung zweier Geißeln und die lebhafte Beweglichkeit vollkommen den Eindruck von Spermatozoen machen. Sie entstehen durch einen eigentümlichen Kernteilungsvorgang und wandern erst nach ihrer vollständigen Ausbildung zum großen Gameten hin, mit dem ihr Kern alsbald verschmilzt, während

der Bewegungsapparat abgeworfen wird und zugrunde geht (Fig. 208). Der Befruchtung schließt sich auch hier die Bildung von Sporen an.

Im Prinzip sehr ähnlich ist die Kopulation bei den Hämosporidien. Die zur Gametenbildung bestimmten Individuen (Gametocyten) liefern, wenn sie aus dem Blut des Zwischenwirts in den Magen des blutsaugenden Wirts gelangt sind, große und kleine Gameten. Die letzteren, welche wiederum durch einen Teilungsvorgang aus dem Gametocyten hervorgehen, sind fadenförmige, lebhaft bewegliche Gebilde. Je einer vereinigt sich mit einem der großen Gameten; der letztere streckt einen Plasmabuckel nach Art eines Empfängnishügels vor, und an dieser Stelle dringt der fadenförmige Gamet ein, und zwar mit seiner ganzen Substanz. Nachdem er sich mit dem Kern des großen Gameten vereinigt hat, wird die Zygote beweglich und wandert in die Darmwand des Blutsaugers ein, wo sie im Laufe der Zeit einer sehr großen Anzahl von Keimen den Ursprung gibt.

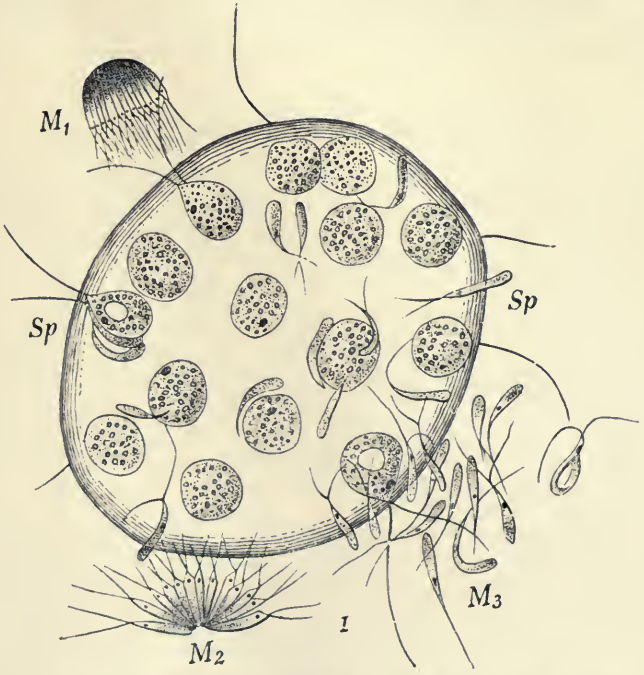



Fig. 210. Eudorina elegans. Weibliches Kolonialindividuum, umgeben von Mikrogameten und Paketen von solchen. *Sp* Mikrogameten. $M_1$ Bündel von solchen, an den Geißeln eines Makrogameten verfangen. $M_2$ Bündel in Auflösung. $M_3$ dasselbe aufgelöst, Mikrogameten eindringend und kopulierend. (Nach Goebel aus Oltmanns.)

Noch mehr an die Befruchtung bei den Metazoen erinnert die Kopulation bei den Flagellaten aus der Familie der Volvociden. Wie die höheren Formen dieser Gruppe in ihrem ganzen kolonialen Bau den Uebergang zu Metazoen bilden, so entsprechen auch ihre Gameten vollkommen den Eiern und Spermatozoen.

Wir finden ja bei den Volvociden alle Uebergänge von der Isogamie bis zu derjenigen Form der Anisogamie, welche man wegen der eben erwähnten Aehnlichkeit mit der Metazoenbefruchtung auch

als Oogamie bezeichnet. Wir haben oben (S. 196) die Isogamie bei Stephanosphaera kennen gelernt. Auch die Gameten von Pandorina morum sind noch recht primitiv und erinnern sehr an diejenigen der Chlamydomonaden; wir hätten sie oben S. 195 mitbehandeln können. Auch ist bei ihnen die vorhandene Größenverschiedenheit inkonstant (Fig. 209).

Bei Eudorina ist der Unterschied zwischen den Gameten vollkommen ausgeprägt (Fig. 210). Die kolonialen Vereinigungen von 32 Individuen sind als Ganzes entweder „männlich" oder „weiblich" (Diöcie). Im letzteren Falle bleiben alle 32 Zellen als große Gameten ungeteilt, im ersteren teilt sich jede in zahlreiche kleine Gameten, welche etwa spindelförmig sind und 2 Geißeln am Vorderende tragen. Sie schwärmen als ganzes Paket aus, suchen weibliche Kolonien auf und bleiben an den Geißeln der großen Gameten hängen; dann zerfallen die Pakete von kleinen Gameten, dieselben dringen in die Kolonie der großen Gameten ein, und je einer der ersteren befruchtet einen der letzteren. Das Resultat der Befruchtung ist auch hier eine ruhende Zygote. Ganz ähnlich verläuft der Befruchtungsakt auch bei den Volvoxarten.

## B. Die Befruchtung durch Konjugation.

Während die zuletzt betrachteten Fälle von Kopulation die größte Annäherung an die Befruchtungsweise der Metazoen darstellten, entfernen sich die jetzt zu besprechenden Befruchtungsvorgänge sehr weit von diesem unter den Organismen am weitesten verbreiteten Typus und stellen einen sehr eigenartigen Spezialfall dar.

Die typische Konjugation besteht in der vorübergehenden Vereinigung zweier Individuen von gleicher oder verschiedener Größe, welche untereinander Kernsubstanzen austauschen. Bei denjenigen Formen, bei denen die sexuelle Differenzierung (extreme Größenverschiedenheiten der Konjuganten) den höchsten Grad erreicht hat (Peritrichen), verschmelzen die Konjuganten dagegen dauernd, und der Befruchtungsvorgang gewinnt dadurch eine große äußere Aehnlichkeit mit der anisogamen Kopulation.

Die Individuen, welche sich bei der Konjugation der Infusorien zu einem Geschlechtsakt vereinigen, verhalten sich nicht wie Geschlechtszellen, sondern eher wie Geschlechtstiere, welche Geschlechtsprodukte hervorbringen. Die letzteren sind nicht frei werdende Zellen, sondern nur Kerne. Obwohl sie uns nun fast wie von dem Infusor produzierte Gameten erscheinen, sind sie doch von solchen zu unterscheiden; denn durch ihre Vereinigung wird das ganze Infusor „befruchtet", nicht nur der Mikronucleus. Um aber Unklarheiten zu vermeiden, nennen wir die konjugierenden Tiere nicht „Gameten", sondern verwenden den indifferenten Ausdruck „Konjuganten".

### 1. Die isogame Konjugation.

Die Konjugation der Ciliaten ist in ihren Erscheinungen vor allem durch das Vorhandensein zweier Kernarten, des Makro- und Mikronucleus (vgl. unten), kompliziert. Wir betrachten zunächst eine Form mit je einem Makro- und Mikronucleus.

Bei den häufigsten, freilebenden Infusorien findet man in den Kulturen in der Regel nach einiger Zeit Individuen paarweise ver-

einigt, welche sich äußerlich von den gewöhnlichen vegetativen Individuen höchstens durch etwas geringere Größe unterscheiden lassen. Gewöhnlich sind diese Individuen in der Region der Cytostome miteinander verschmolzen; während der Konjugation schwinden meist die Differenzierungen der Cytostomregion, vor allem der Cytopharynx. In den Konjuganten wandeln sich die Kerne folgendermaßen um: Der Makronucleus, der hauptsächlich für die vegetativen Funktionen von Bedeutung ist, zerfällt allmählich in kleine Partikel, welche resorbiert werden, und zwar erfolgt Zerfall und Resorption häufig erst nach der Konjugationsperiode während der anschließenden Teilungen; bei dem von uns abgebildeten Infusor Paramaecium putrinum geht der Zerfall des Makronucleus so ziemlich parallel mit den Veränderungen am Mikronucleus. Der Mikronucleus spielt seine wichtigste Rolle während der Konjugation. Er teilt sich zunächst in jedem der beiden Gameten durch zweimalige Mitose in 4 Mikronuclei (Fig. 208 A—D). Diese gehen nun sämtlich wieder in Spindelbildung über, in jedem Konjuganten wird die Teilung jedoch nur von einem von ihnen vollendet, während die 3 anderen Spindeln regressive Umwandlungen erleiden und resorbiert werden.

Die eine Mikronucleusspindel, welche die Teilung vollendet, ist diejenige, welche der Verbindungsstelle beider Gameten am nächsten liegt. Ihre beiden Tochterkerne, welche sofort wieder Spindelform annehmen, verhalten sich nun vollkommen verschieden (Fig. 211 E). Der eine rückt in jedem Konjuganten gegen die Mitte des Körpers und bleibt dort ruhig liegen, während der den vereinigten Mundöffnungen näher liegende eine eigenartige Wanderung antritt. Man unterscheidet sie daher als stationären Kern und Wanderkern. Der Wanderkern jedes der beiden Konjuganten wandert durch die Mundöffnungsregion in den Mitkonjuganten hinüber, wobei in dieser Region eine Ueberkreuzung (Fig. 211 E) der beiden Wanderkerne stattfindet, indem bei Paramaecium caudatum z. B. derjenige des rechtsgelegenen Konjuganten immer über dem des linksgelegenen vorbeiwandert (vgl. Fig. 211 F). Dabei findet keine gegenseitige Beeinflussung der Wanderkerne statt, vielmehr eilt jeder auf den stationären Kern des Gegenkonjuganten los und vereinigt sich mit diesem zu einem spindelförmigen Synkaryon. (Das Synkaryon wird auch als Konjugationskern oder Frischkern bezeichnet [Fig. 211 G].)

Auf diese Weise ist jeder der beiden Konjuganten befruchtet worden. Jeder der beiden Konjuganten hat dann nur einen organisierten Kern, alle übrigen Kernreste sind schon resorbiert oder in der Resorption begriffen. Um diesen Zeitpunkt herum lösen sich bei den meisten Infusorien die konjugierenden Individuen wieder voneinander, bei manchen, so bei Paramaecium putrinum, in der Regel erst etwas später. Aus der Konjugation gehen also zwei wechselseitig befruchtete Individuen hervor, zwei Zygoten entsprechende Individuen. Freilich ist hervorzuheben, daß jedes der Tiere zur Befruchtung seines Partners nur durch Abgabe von Kernsubstanz beigetragen hat.

Es müssen nun weitere Vorgänge eintreten, um den normalen Bau des Infusors wieder herbeizuführen. Zunächst rekonstruiert sich in den Fällen, wo er resorbiert worden war, der Cytopharynx wieder, so daß die Tiere wieder Nahrung aufnehmen können. Bei manchen Formen scheint er übrigens während des ganzen Konjugationsvorganges intakt zu bleiben, wenn auch nicht zu funktionieren. Im

Kernapparat wird die normale Organisation erst in der zweiten oder dritten Generation der Nachkommen des befruchteten Konjuganten erreicht.

Fig. 211 A—F. Konjugation bei Paramaecium putrinum (Original nach gefärbten Präparaten). A 1. Phase. Makronucleus *(N)* ganz, Mikronucleus *(n)* bildet die erste Spindel. B Der Makronucleus beginnt sich strangförmig umzuwandeln. C Der Makronucleus beginnt zu zerfallen; es sind je zwei Mikronucleusspindeln vorhanden. D *Nt* weiter zerfallende Trümmer des Makronucleus; *nr* die 3 zugrunde gehenden Mikronuclei, *n* der sich weiterteilende. E Der letztere zu einer langen Spindel mit eigenartigem Zwischenkörper ausgewachsen. F Ueberwanderung der Wanderkerne. *nw* Wanderkern. *nst* stationärer Kern. *nr* Restkörper (zugrunde gehende Mikronuclei).

Es teilt sich nämlich nicht etwa das Synkaryon einfach in eine Mikronucleus- und eine Makronucleusanlage, sondern es entstehen durch drei Teilungsakte 8 Kerne vom Typus des Mikronucleus, von

Fig. 211 G—M. Konjugation bei Paramaecium putrinum (Original nach gefärbten Präparaten). G Befruchtung: Vereinigung von Wanderkern des einen Konjuganten mit dem stationären Kern des anderen. *nbf* Befruchtungsspindel. H Bildung der ersten Spindel der vereinigten Kerne *(nf)* in jedem der Konjuganten. I Zweiter metagamer Teilungsschritt der Kerne ($nf_1 + _2$). K Dieselben weiterentwickelt $nf_1$ und $nf_2$. L Stadium mit 4 Spindeln $nf_1$, $nf_2$, $nf_3$ und $nf_4$. M Der eine der Konjuganten nach der Loslösung, aus den 4 Spindeln sind 8 Kerne $np_1$—$np_8$ entstanden, während die Makronucleustrümmer immer weiter zerfallen.

denen bei manchen Arten (z. B. Paramaecium caudatum, jedoch nicht bei dem abgebildeten P. putrinum) 4 in der vorderen und 4 in der hinteren Hälfte des Tieres liegen. Von den 4 hinteren gehen 3 zugrunde und werden resorbiert, einer wird zum ständigen Mikronucleus. Die 4 vorderen werden sämtlich, indem sie wachsen und chromatin-

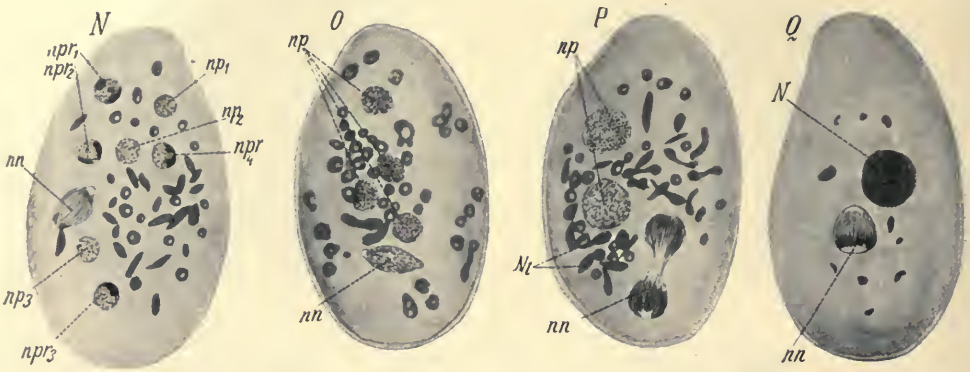



Fig. 211 N—Q. Konjugation bei Paramaecium putrinum (Original nach gefärbten Präparaten). N wie M. 3 der Kerne gehen abermals zugrunde $np_1$—$np_3$. $npr_1$—$npr_4$ Makronucleusanlagen. *nn* neuer Mikronucleus. O Weitere Entwicklung. 4 Makronucleusanlagen *np*. Spindel des neuen Mikronucleus *nn*. P Nach der ersten Teilung. Tochtertier mit 2 Makronucleusanlagen und der Spindel des Mikronucleus (schematisch). Q Nach der zweiten Teilung. *N* neuer Makronucleus, *nn* neuer Mikronucleus (schematisch).

reich werden, zu Makronucleusanlagen, welche aber nicht für das eine Individuum bestimmt sind, sondern durch zwei Teilungsschritte auf 4 Individuen verteilt werden.

24—30 Stunden nach der Trennung der Konjugation teilt sich nämlich jeder „Exkonjugant", wobei sein neuer Mikronucleus sich mitotisch auf zwei vermehrt, während von den 4 Makronuclei jedes Tochtertier 2 erhält. Nach weiteren 20 Stunden etwa erfolgt die zweite Teilung, bei welcher nun jedes Individuum nur einen Makronucleus erhält. Damit ist die normale Organisation wieder erreicht, wenn auch manchmal noch bei der 2. und 3. metagamen Teilung sich Reste der in der Resorption begriffenen Teile der vernichteten Kerne erkennen lassen. Bei den letzterwähnten Vorgängen lassen sich mannigfache Variationen nachweisen, indem die Verteilung der Makronucleusanlagen durchaus nicht immer ganz gleichmäßig vor sich geht. Eine Darstellung und Abbildung der Vorgänge bei der Konjugation von Paramaecium caudatum findet sich im speziellen Teil in dem Abschnitt über die Ciliaten.

Fig. 212. Anoplophrya branchiarum (Stein). Spätes Stadium der Konjugation. Ueberwandern von Teilen des Makronucleus aus jedem Konjuganten in seinen Partner. Vergr. 1800. (Nach Collin.)

Nicht bei allen Formen sind die Vorgänge gleichartig. So wird z. B. für die im Blute von Krebsen parasitierende Anoplophrya branchiarum angegeben, daß bei ihr von den 4 Teilprodukten, welche aus dem Synkaryon hervorgehen, je einer den definitiven

Mikro- und Makronucleus liefert, während die beiden anderen zugrunde gehen. Diese interessante Form sei auch deswegen hier erwähnt, weil bei ihr nach der wie gewöhnlich verlaufenden Befruchtung des stationären Mikronucleus durch den Wanderkern, in jedem der Konjuganten der kugelige Makronucleus zu einem langen Strang auswächst und mit seiner einen Hälfte in den anderen Konjuganten eindringt (Fig. 212). Die getrennten Exkonjuganten besitzen also zwei halbe Makronuclei, und die eine Hälfte rührt von ihrem Partner her. Die Teilstücke verschmelzen aber nicht, sondern gehen zugrunde und werden resorbiert, während sich der Kernapparat in der üblichen Weise rekonstruiert.

Bei Lionotus parvus Prow. bilden zwei der vier aus dem Synkaryon hervorgehenden Produkte die miteinander verschmelzenden Anlagen des zweiteiligen Makronucleus, einer den Mikronucleus, während nur einer zugrunde geht.

Der ganze Konjugationsvorgang nebst Folgeerscheinungen dauert bei Paramaecium caudatum (bei 20—25 °):

| | | |
|---|---|---|
| Konjugation | 12 | Stunden |
| Rekonstruktionsphase bis zur 1. metagamen Teilung | 24—30 | „ |
| von da zur 2. metagamen Teilung | 20 | „ |
| | Total 56—62 | Stunden. |

Sehr bemerkenswert ist, daß oft nach der Konjugation lange Zeit vergeht, ehe eine neue Teilung eintritt.

### 2. Die anisogame Konjugation.

Bei den ciliaten Infusorien kommt vielfach auch anisogame Konjugation vor, wie wir unten sehen werden, in viel weiterer Verbreitung, als gewöhnlich beobachtet wird. Der extremste Fall liegt bei den Vorticelliden vor, bei welchen nur ein Individuum befruchtet wird, im Gegensatz zur wechselseitigen Befruchtung der gewöhnlichen Ciliaten.

Bei den Vorticelliden unterscheiden wir eine große und eine kleine Sorte von Konjuganten. Erstere sind von den gewöhnlichen Individuen nicht zu unterscheiden, letztere entstehen aus solchen durch zwei rasch aufeinanderfolgende Teilungen, also durch Vierteilung eines Individuums, wobei die Größenverringerung nicht durch Wachstum ausgeglichen wird. Diese kleinen Individuen ziehen ihre Peristomscheibe ein, entwickeln einen hinteren Wimperkranz, und nachdem sie sich vom Stiel losgelöst haben, schwärmen sie umher.

Sie suchen einen der großen Konjuganten auf, legen sich an dessen Seitenwand an und beginnen mit seinem Körper zu verschmelzen. Der kleine Konjugant verliert seine hohe Organisation, indem zahlreiche seiner Organellen, zum Teil durch Resorption, verschwinden. Sein Entoplasma und sein Kernapparat treten jedoch gänzlich in das Innere des großen Konjuganten, während ektoplasmatische und pelliculare Bestandteile außerhalb bleiben und zugrunde gehen (Fig. 213).

Die Vorgänge an den Kernen führen unter ganz ähnlichen Erscheinungen, wie wir sie bei der isogamen Konjugation kennen lernten, zur Befruchtung, aber es kommt keine wechselseitige Befruchtung zu-

stande, sondern es handelt sich um eine Befruchtung des großen Konjuganten durch den kleinen.

Die Makronuclei beider Konjuganten zerfallen in zahlreiche kleine Granulationen, welche resorbiert werden. Der Mikronucleus des großen Konjuganten teilt sich in 4 Kerne, von denen 3 zugrunde gehen, während der vierte durch Spindelbildung zur Entstehung eines stationären und eines Wanderkernes führt. Der befruchtete Mikronucleus teilt sich in 8 Deszendenten, von denen 7 zugrunde gehen, während der achte

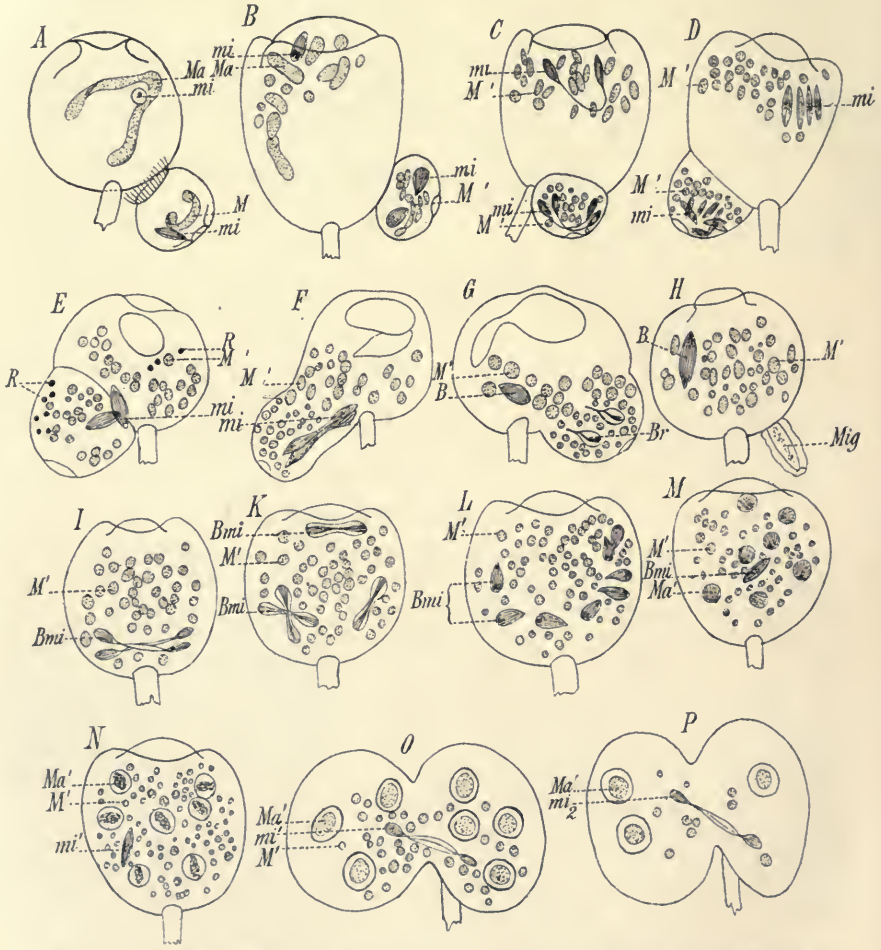



Fig. 213 A—P. Befruchtung bei Vorticella nebulifera (etwas modifiziert und schematisiert nach Maupas). A Anheftung des kleinen Konjuganten an den großen. B—D 1.—3. Reifungsteilung der Mikronuclei. E Im kleinen Konjuganten 7, im großen Konjuganten 3 Restkörper. F Bildung von stationärem und Wanderkern *(mi)*. G—H Befruchtung und Versehmelzung. I—N Metagame Kernteilungen, Bildung der Makronucleusanlagen. O—P Metagame Körperteilungen mit Verteilung der Makronucleusanlagen. *B* Befruchtungsspindel. *Bmi* Spindeln, welche aus den Befruchtungsspindeln durch Teilungen hervorgehen. *Br* zugrunde gehender Wander- und stationärer Kern im kleinen Konjuganten. *M'* Zerfall des Makronucleus. *Ma* Makronucleus. *Ma'* neue Makronucleusanlagen. *Mi* Mikronucleus und dessen Spindeln. *mi'* neuer Mikronucleus. *Mig* Rest des kleinen Konjuganten. *R* Restkörper (zugrunde gehende Mikronuclei).

durch Teilung den Wanderkern bildet, der sich mit dem stationären Kern des großen Konjuganten zum Synkaryon vereinigt. Sein stationärer Kern wird jedoch von dem Wanderkern des großen Konjuganten nicht befruchtet, sondern sie gehen beide, nachdem sie sich einander genähert haben, zugrunde und unterliegen der Resorption.

Es entsteht also nur eine Zygote aus dem Befruchtungsvorgang, während das andere Individuum zugrunde geht. Dessen Synkaryon, der einzige organisierte Kern, den das Tier enthält, teilt sich in 8 Kernanlagen, von denen eine sofort als Mikronucleus funktioniert, während die 7 anderen sich allmählich zu Makronucleis ausbilden. In ähnlicher Weise wie bei der isogamen Konjugation werden sie durch die drei ersten metagamen Teilungen auf 7 Individuen verteilt, so daß also dann 7 gewöhnliche Individuen mit je einem Mikro- und einem Makronucleus vorhanden sind. Es entsteht zuerst ein Individuum mit 3 und eines mit 4 Makronucleis. Während das letztere sich gleichmäßig (2 : 2, dann 1 : 1) weiterteilt, erfolgt bei dem ersteren erst eine Teilung mit Verteilung 2 : 1; dann teilt sich das Individuum mit den 2 Makronucleis noch einmal in der atypischen Weise und verteilt seine Makronuclei auf die zwei Nachkommen. Das 7. Individuum hat also, um die normale Kernorganisation zu erreichen, eine Teilung weniger durchzumachen als seine Mitsprößlinge. Im übrigen kommen bei der Verteilung ähnliche Variationen vor wie bei der isogamen Konjugation.

### 3. Die Konjugation der Suctorien.

Besondere Erwähnung verdienen die Konjugationsvorgänge bei den Sauginfusorien, den Suctorien. Gleich den peritrichen Infusorien sind auch sie festsitzende Tiere; es bildet sich aber bei ihnen kein freischwimmender Mikrogamet, der den Makrogameten aufsucht. Wie das auch bei den stark abgeänderten Infusorien Spirochona und Kentrochona der Fall ist, neigen zwei nahe beieinander festgewachsene Suctorienindividuen sich einander zu, um in Konjugation miteinander einzutreten. Dabei senden sie einander pseudopodienähnliche Körperauswüchse, die Konjugationsfortsätze, entgegen (Fig. 214). Diese bilden entweder nur eine sich später wieder lösende protoplasmatische Brücke zwischen beiden Individuen, oder es kommt zu einer vollständigen Verschmelzung beider Konjuganten (Fig. 215). Also auch hier können wir „partielle“ und „totale“ Konjugation unterscheiden. Ja, es kommt sogar bei Ephelota gemmipara (Fig. 216) zu einer anisogamen, totalen

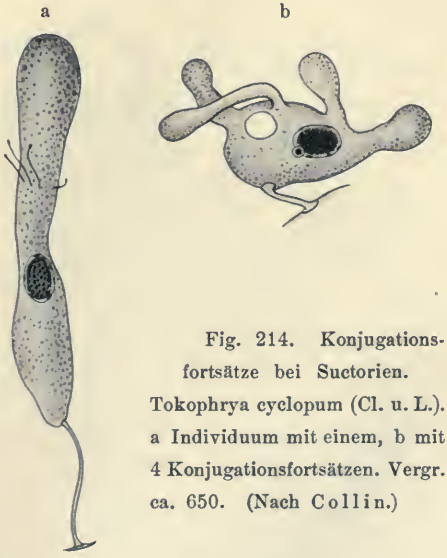



Fig. 214. Konjugationsfortsätze bei Suctorien. Tokophrya cyclopum (Cl. u. L.). a Individuum mit einem, b mit 4 Konjugationsfortsätzen. Vergr. ca. 650. (Nach Collin.)

Konjugation. Letztere Form ist auch die einzige, bei der möglicherweise der Mikrogamet frei beweglich ist, während bei den übrigen

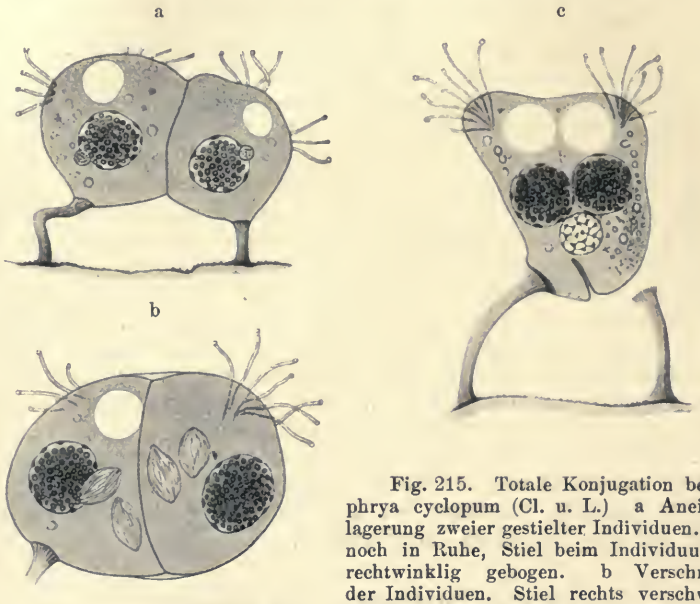



Fig. 215. Totale Konjugation bei Tokophrya cyclopum (Cl. u. L.) a Aneinanderlagerung zweier gestielter Individuen. Kerne noch in Ruhe, Stiel beim Individuum links rechtwinklig gebogen. b Verschmelzung der Individuen. Stiel rechts verschwunden. Zweite Teilung der Mikronuclei in der Metaphase. c Vorgeschrittene Verschmelzung, Tier rechts vom Stiel gelöst. Zwei alte Makronuclei und der Befruchtungskern. Vergr. 1000. (Nach Collin.)

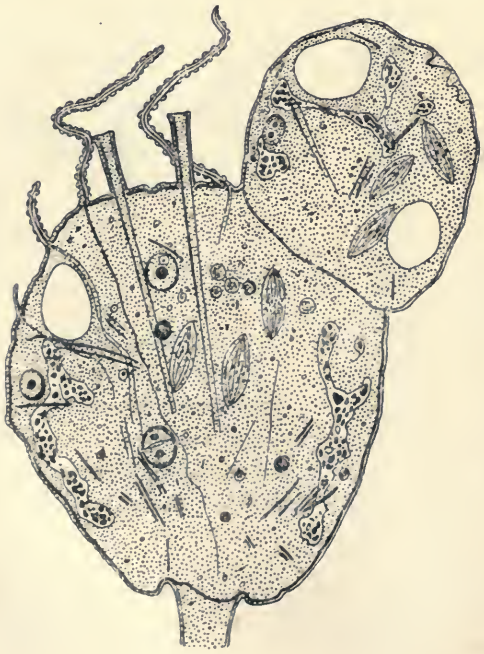


Fig. 216. Stadium der totalen anisogamen Konjugation bei Ephelota gemmipara. Vergr. 1000. (Nach Collin.)

Formen mit totaler Konjugation insofern ein Unterschied zwischen beiden Konjuganten besteht, als der eine seinen Stiel verliert, von dem anderen an sich gerissen wird und mit ihm verschmilzt (Fig. 215 c). Bei den Formen mit „partieller" Konjugation löst sich nach dem Mikronucleusaustausch die Brücke zwischen den Individuen wieder. Die Vorgänge an den Kernen scheinen vollkommen wie bei den übrigen Ciliophoren zu verlaufen; doch wissen wir noch nichts Genaueres über die Reifung der Geschlechtskerne und über das Schick-

sal der Synkaryen. Es wäre vor allem wichtig, zu erfahren, ob bei der totalen Konjugation die Verhältnisse ähnlich sind, wie bei den Vorticellen.

## Allgemeines über die Befruchtung bei den Protozoen.

Nachdem wir in dem vorhergehenden Abschnitt die wichtigsten Typen der Befruchtung bei den Protozoen an konkreten Beispielen kennen gelernt haben, wird es sich nützlich erweisen, die Befruchtungserscheinungen bei den Protozoen nach einheitlichen Gesichtspunkten zusammenfassend zu erörtern. Dabei soll zunächst wiederum rein deskriptiv vorgegangen werden, theoretische Erörterungen sind in ein spezielles, später folgendes Kapitel verwiesen.

### I. Die Gameten der Protozoen.

Wir haben bei den verschiedenen Formen der Befruchtung bei den Protozoen eine verschieden hohe Differenzierung der Gameten kennen gelernt, wobei in der von uns durchgeführten Anordnung die bei der Isogamie beiden Gameten gleichmäßig zukommenden Eigenschaften in steigendem Maße auf zwei Sorten von Gameten verteilt erschienen. Bei dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens können wir uns kaum entscheiden, ob wir die vollkommen übereinstimmende Ausbildung beider Gameten oder ihre weitgehende Differenzierung für den ursprünglichen Zustand erklären sollen, zumal uns die Verteilung der Befruchtungstypen bei den verschiedenen Gruppen der Protisten keinen Anhaltspunkt gewährt. Vielmehr gibt es bei höheren und niederen Protozoen sowohl Isogamie als auch Anisogamie, ohne daß wir eine Gesetzmäßigkeit für das Vorkommen bisher erkennen könnten.

Wir gehen daher bei unserer Darstellung zunächst einmal von der heuristischen Hypothese aus, daß die ursprünglichste Gametenform die Isogameten seien. Dafür scheint die Tatsache zu sprechen, daß die Isogameten vielfach als fakultative Gameten aufzufassen sind, während mit steigender Differenzierung die Anisogameten immer mehr zu spezifischen Gameten werden; d. h. sie sind Individuen, welche nur durch die erfolgreiche Befruchtung der Erhaltung der Art zu dienen vermögen. Die vollkommensten Anisogameten vermögen sich nur in beschränktem Maße oder gar nicht selbst zu ernähren, und sie haben keine Fähigkeit, sich durch Teilung fortzupflanzen. Infolgedessen gehen sie zugrunde, wenn sie nicht zur Vereinigung untereinander gelangen (z. B. Coccidiengameten).

Demgegenüber finden wir in der Literatur vielfach Angaben, daß Isogameten von wenig differenziertem Bau sich, ehe sie zur Vereinigung gelangen, längere Zeit selbständig zu ernähren und durch mehrfache Teilungen zu vermehren vermögen. Dies gibt z. B. Schaudinn für die Gameten von Paramoeba Eilhardi, Prandtl für diejenigen von Cryptodifflugia an etc. Zwar scheinen mir diese Fälle etwas zweifelhaft. Es sind wohl bei diesen Beobachtungen Verwechslungen mit fremden Organismen vorgekommen. Aber sowohl in der älteren als auch in der neueren Literatur, besonders über Flagellaten, wird in einer ganzen Anzahl von Fällen für Isogameten oder für kaum differenzierte Anisogameten eine ziemlich weitgehende

selbständige Vermehrungsfähigkeit mit großer Bestimmtheit beschrieben.

Diesen schließen sich die Fälle mit fakultativer Anisogamie an; bei Polytoma uvella z. B. entstehen aus gewöhnlichen Individuen durch Vierteilung die Gameten. Dieselben kopulieren meist isogam; manche von ihnen wachsen aber heran, und so kommt es nicht selten zu einer wenigstens in der äußeren Erscheinung anisogamen Kopulation, indem ein großer und ein kleiner Gamet sich zu einer Zygote vereinigen. Auch können die Gameten von Polytoma nach Krassilstschik sich durch gewöhnliche Teilung vermehren, ehe sie zur Kopulation schreiten. Aehnliches scheint auch bei anderen Chlamydomonadinen vorzukommen. Ebenso sehen wir bei einer Anzahl von Ciliaten, z. B. Chilodon, Stylonichia etc., nicht selten kleinere Individuen mit größeren konjugieren, eine Erscheinung, deren theoretische Bedeutung wir sogleich noch zu erörtern haben werden.

In all diesen Tatsachen zeigt sich eine geringe Fixierung der Gameteneigentümlichkeiten. Bei den ganz hoch differenzierten Gameten dagegen, bei den kleinen, spermatozoenähnlichen Gameten von Sporozoen und Flagellaten sind die Fähigkeiten zur selbständigen Ernährung und Vermehrung erloschen.

Dagegen sind bei den gleichen Protozoenarten die den Metazoeneiern ähnlichen großen Gameten in vielen Fällen einer selbständigen Entwicklung ohne vorhergehende Kopulation fähig. Es sind das die Fälle, welche man als „Parthenogenesis der Gameten“ beschrieben hat. Bekanntlich führte Schaudinn die Malariarezidive auf eine solche Parthenogenesis der im Blut des Zwischenwirts noch befindlichen Gameten zurück. Die großen Gameten sollen sich in Ausnahmefällen wie gewöhnliche Individuen vermehren, nachdem sie einen Teil ihres Kernes abgestoßen haben.

---

Wir haben in einem der vorigen Abschnitte (S. 187 u. ff.) die wichtigsten anisogamen Befruchtungstypen beschrieben, ohne die verschieden weit differenzierten Gameten durch einheitliche Bezeichnungen zu homologisieren. Für unsere weiteren Betrachtungen wird aber ein Versuch hierzu notwendig sein.

Man hat sich gewöhnt, bei den Formen mit hochdifferenzierten Anisogameten die kleinen, lebhaft beweglichen, spermatozoenähnlichen Formen als Mikrogameten von den großen, eiähnlichen Formen, den Makrogameten, zu unterscheiden. Wenn wir die verschiedenen Bautypen der weniger hoch differenzierten Gameten untersuchen, so sehen wir, daß eine Definition zum Teil auf große Schwierigkeiten stößt. Wenn wir von der oben begründeten Voraussetzung ausgehen, daß es sich bei der Ausbildung von Anisogameten um eine immer strengere Verteilung von Eigenschaften ursprünglich gleichartiger Isogameten auf zwei Sorten von Gameten handelt, so ist leicht zu verstehen, daß die Kombination von Eigenschaften für jede der Gametensorten bei manchen Arten von der häufigsten Verteilungsnorm abweichen kann.

Die Mikrogameten sind in der Regel klein, viel kleiner als die zugehörigen Makrogameten und als die agamen Individuen, sie sind beweglich, auch wenn letztere unbeweglich sind, sie sind arm an Reservestoffen. Sie besitzen die Fähigkeit, die Makrogameten aktiv aufzusuchen und sich mit ihnen zu vereinigen. Im Bau gleichen

sie in der Regel Flagellaten. Man unterscheidet an ihnen einen ovalen oder länglich-gestreckten Plasmaleib, einen meist bläschenförmigen Kern, als Fortbewegungsorganellen eine oder mehrere Geißeln (vgl. Fig. 217 A—F); selten ist amöboide Beweglichkeit. Je differenzierter die Mikrogameten sind, um so mehr gleichen sie in ihrem Bau den Spermatozoen der Metazoen. Sie werden sehr langgestreckt, der Plasmaleib wird immer unbedeutender, und die Kernsubstanz überwiegt an Masse. Auch ist der Kern dann nicht mehr bläschenförmig, sondern die Kernsubstanz stellt einen dichten, kompakten Körper dar, oder sie ist sogar in dem Mikrogametenkörper in Chromidienform verteilt. Die Fortbewegungsorganellen nehmen einen immer größeren Anteil am Aufbau des Mikrogameten; in manchen Fällen ist der ganze Körper spirochätenähnlich beweglich (vgl. Fig. 217 G—M).

Fig. 217 A—F. Mikrogameten von Protozoen; sämtlich bei der Vergrößerung 1500 : 1. A Pandorina morum (nach Pringsheim), $A_1$ Chlamydomonas Braunii (nach Goroschankin). B Collozoum inerme (nach Brandt). C Urospora lagidis (nach Brasil). $D_1$ Orcheobius herpobdellae Sch. u. K. von der Fläche, $D_2$ von der Seite (nach Kunze) $E_1$, $E_2$ Beide Formen von Mikrogameten bei Stylorhynchus longicollis (nach Léger). F Volvox aureus (nach Klein). G Echinomera hispida (nach Schellack). $H_1$ Caryotropha Mesnilii von der Fläche, $H_2$ von der Seite (nach Siedlecki). I Legeria octopiana (nach Siedlecki). K Cyclospora caryolitica (nach Schaudinn). L Plasmodium vivax (nach Schaudinn). M Haemoproteus noctuae (nach Schaudinn).

Je mehr die Mikrogameten differenziert sind, je ähnlicher sie Spermatozoen geworden sind, um so mehr weichen sie in Größe, Form und Beweglichkeit von den zugehörigen Makrogameten ab.

Die Makrogameten sind in der Regel groß, sie übertreffen oft die agamen Individuen an Größe, sie sind meist weniger beweglich als die zugehörigen Mikrogameten, ihr Plasma ist reich an Reservestoffen. Sie werden von den Mikrogameten aufgesucht und scheiden vielfach Stoffe aus, welche auf diese chemotaktisch anlockend wirken.

Während die beweglichen Makrogameten sich vielfach morphologisch kaum von den zugehörigen Mikrogameten unterscheiden, also

z. B. wie Flagellaten gebaut sind (vgl. Fig. 218 A u. B), können wir unter den unbeweglichen eine Reihe aufstellen, welche in allmählichem Fortschritt zu vollkommen eiähnlichen Makrogameten führt. Solche eiähnliche Makrogameten, bei denen auch die Befruchtungsvorgänge sehr an diejenigen der Metazoen erinnern, finden wir hauptsächlich bei den Flagellaten und Sporozoen (vgl. Fig. 218 C—L).

Nicht immer sind die Makrogameten größer als die Mikrogameten. Bei der Gregarine Stylorhynchus (Fig. 218 E) sind z. B. durch Léger kleine unbewegliche Gameten mit geringem Reservestoffmaterial nachgewiesen worden, welche von größeren, beweglichen, reservestoffhaltigen Gameten (Fig. 217 E) befruchtet werden. Es ist daher

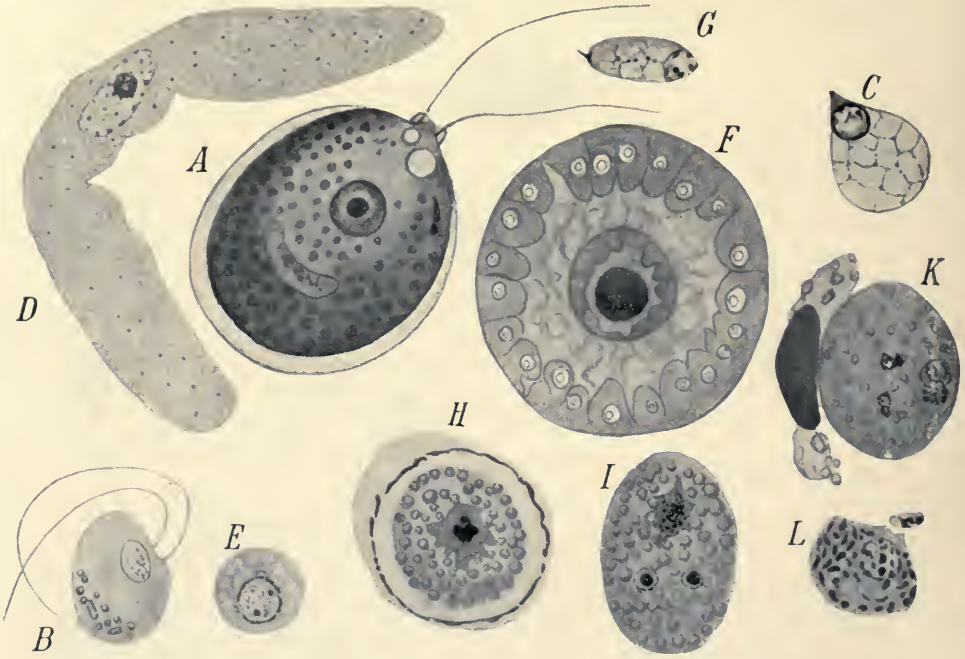



Fig. 218 A—L. Makrogameten von Protozoen, sämtlich bei der Vergrößerung 1500 : 1 (nur Fig. D 750 : 1). A Chlamydomonas Braunii (nach Goroschankin). B Collozoum inerme (nach Brandt). C Urospora lagidis (nach Brasil). D Orcheobius herpobdellae (nach Kunze). E Stylorhynchus longicollis (nach Léger). F Volvox aureus (nach Klein). G Echinomera hispida (nach Schellack). H Unreifer, I reifer Makrogamet von Cyclospora caryolytica (letzterer mit den zwei Richtungskörpern im Innern; nach Schaudinn). K Haemoprotcus noctuae (nach Schaudinn). L Plasmodium vivax (nach Schaudinn).

Willkür, wenn wir die ersteren Makro-, die letzteren Mikrogameten nennen. Solche Fälle lehren uns, daß die Natur sich nicht in das Schema zwängen läßt, welches wir zur Erleichterung des Ueberblicks aufstellen.

Bei dem gleichen Stylorhynchus tritt auch noch eine zweite Sorte von beweglichen Gameten auf (Fig. 217 $E_2$), welche nach Léger nie zur Kopulation gelangen, und von denen dieser Autor daher annimmt, daß sie nur zur Durcheinanderwirbelung der Mikro- und Makrogameten in der Cyste dienen (Mikrogametoide).

## II. Männlicher und weiblicher Typus der Gameten.

Die am weitesten differenzierten Gameten, welche wie Spermatozoen und Eier. gebaut sind, veranlassen zum Vergleich mit den Geschlechtszellen der Metazoen und damit zur Annahme von zwei Geschlechtern. Unzweifelhaft ist eine der Differenzierung in männliche und weibliche Individuen bei den Metazoen analoge Erscheinung bei den Protozoen nachweisbar. Die theoretischen Zusammenhänge sollen weiter unten erörtert werden. Hier sei nur hervorgehoben, daß wir wegen der einfachen und verständlichen Terminologie, welche sich daraus ergibt, Mikrogameten als männliche und Makrogameten als weibliche Elemente bezeichnen. Daher werden also auch Individuen, aus denen Mikrogameten sich entwickeln, als männliche den weiblichen Individuen gegenübergestellt, welche Makrogameten aus sich hervorgehen lassen.

## III. Die Reifungserscheinungen bei den Protozoengameten.

Unter „Reifung" verstehen wir bei den Geschlechtsprodukten der Metazoen eine Anzahl von Erscheinungen, welche 1) der Geschlechtszelle ihre spezifische Differenzierung geben und 2) sie in ihrem Kernbau von einer somatischen Zelle verschieden machen. Die spezifische Differenzierung wird durch Wachstums- und Entwicklungsvorgänge erreicht, welche von ähnlichen Vorgängen an somatischen Zellen nicht abzuweichen scheinen. Die Kernveränderungen jedoch, die sich in einer gewissen Phase der Geschlechtszellenentwicklung, der „Reifungsphase" abspielen, sind für die Geschlechtszellen charakteristisch. Das Ergebnis der Reifungserscheinungen ist, daß der große Kern des unreifen Eies (Keimbläschen) in einen kleinen Kern verwandelt wird, welcher nur halb so viel Chromosomen enthält, wie eine somatische Zelle. Bei diesem Vorgang ist bei der weiblichen Geschlechtszelle ein großer Teil von Substanz des Kerns in das umgebende Protoplasma ausgestoßen worden; die Reduktion der Chromosomenzahl erfolgte durch die Richtungskörperbildung des verkleinerten Kerns in der bekannten Weise. An den Kernen der Spermamutterzellen gehen entsprechende Veränderungen vor sich, so daß bei der Befruchtung durch Vereinigung von zwei Geschlechtskernen mit je der halben Normalzahl von Chromosomen in dem befruchteten Ei die volle Normalzahl wieder erreicht wird.

Auch bei den Protozoen sind entsprechende Erscheinungen beobachtet worden. Allerdings erlauben unsere noch sehr lückenhaften Kenntnisse noch keine durchgehende Homologisierung aller Vorgänge, und es ist bei der Beurteilung der Befunde noch große Vorsicht angezeigt. Vor allen Dingen ist im Auge zu behalten, daß wir, durch teleologische Deutung der Reifungserscheinungen bei den Metazoen veranlaßt, bei den Protozoen nach entsprechenden Vorgängen suchen und infolgedessen verleitet werden können, heterogene Erscheinungen zusammenzufassen, wenn morphologische Berührungspunkte mit den uns bekannten Erscheinungen vorliegen.

Wenn wir die sog. Reifungserscheinungen bei den Protozoen kritisch überblicken, müssen wir vorerst eine Sonderung vornehmen zwischen denjenigen Vorgängen, welche nur eine Verringerung der Masse färbbarer Substanzen in den Gameten bezw. deren Kernen

herbeiführen, und denjenigen Vorgängen, durch welche eine Halbierung der Chromosomenzahlen erzielt wird.

Vorgänge der ersteren Art sind bei Amöben (Entamoeba coli nach Schaudinn), Coccidien (Coccidium Schubergi nach Schaudinn, anderen Arten nach verschiedenen Autoren), Gregarinen (Gregarina ovata nach Kuschakewitsch, Aggregata nach Moroff, Lankesteria ascidiae nach Siedlecki, verschiedenen Arten nach Léger etc. etc.) und bei anderen Formen mit genügender Sicherheit in den Vorbereitungsstadien der Gameten nachgewiesen worden. Die Massenverringerung erfolgt bei dem Makrogameten von Coccidium Schubergi z. B. (Fig. 219 A—C) durch Ausstoßung des Binnenkörpers des Kernes. Unter eigenartigen Kontraktionserscheinungen des Coccidienkörpers tritt der Binnenkörper aus dem Kern aus und zerstäubt explosionsartig in feine Tröpfchen, welche aus dem Weichkörper herausgeschleudert werden. Der befruchtungsreife Makrogamet enthält in seinem Kern keinen Binnenkörper mehr.

Bei anderen Coccidien werden nur Teile des Binnenkörpers ausgestoßen, wieder bei anderen bleibt er während der Befruchtungsvorgänge erhalten, um später erst aufgelöst zu werden.

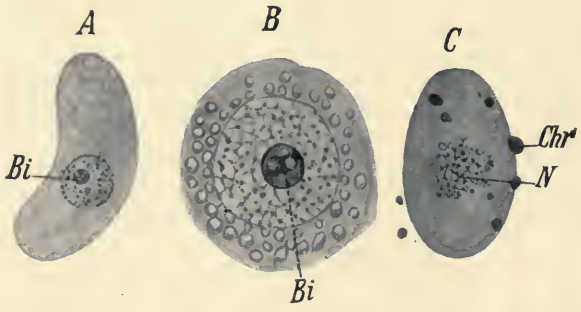



Fig. 219 A—C. Reifungserscheinungen bei dem Makrogameten von Coccidium Schubergi. A Unreifer Makrogamet. B Dessen Kern mit umgebendem Plasma stärker vergrößert. C Ausstoßung des Binnenkörpers. *Bi* Binnenkörper. *N* Kernrest. *Chr* färbbare Partikel (Bestandteile des ausgestoßenen Binnenkörpers). (Nach Schaudinn.)

Für eine Reihe von Protozoen wird eine den Befruchtungsstadien vorausgehende Auflösung des Gametenkernes beschrieben, welcher eine Rekonstruktion eines kleineren, chromatinärmeren Kernes nachfolgt (Entamoeba, Gregarinen; bei letzteren in den Mutterzellen der Gameten).

Alle diese Erscheinungen sind aber noch nicht mit hinreichend sorgfältigen Methoden und genügender Kritik untersucht worden, um als einwandfrei bewiesen gelten zu können. Noch weniger sichergestellt sind die Beobachtungen über die Bildung der Gametenkerne von Foraminiferen und Thekamöben aus „Chromidien", welche ihre Entstehung, nach Angaben von Schaudinn, R. Hertwig, Goldschmidt u. a., dem Austritt chromatischer Substanzen aus dem später zugrunde gehenden Kern der betreffenden Protozoen verdanken sollen.

Mögen wir diese Angaben aber beurteilen, wie wir wollen, jedenfalls zeigen sie keinerlei grundsätzliche Uebereinstimmung mit den Reifungserscheinungen der Metazoengameten.

Ein Vergleich dieser Vorgänge mit der Reifung der Metazoengeschlechtszellen darf sich demgemäß nur auf die auch bei solchen nachgewiesene Ausstoßung von ungeformten färbbaren Substanzen aus dem Kern und dessen damit zusammenhängende Verkleinerung erstrecken.

Als „Reduktion“ im eigentlichen Sinne wird aber bei den Metazoen die durch zwei eng verknüpfte, rasch aufeinander folgende Kern- und Zellteilungen bewirkte oder wenigstens in ihrem Verlauf sichtbar werdende Reduktion der Chromosomenzahl bezeichnet. Unsere Kenntnis von solchen Vorgängen bei den Protozoen ist noch viel zu gering, als daß wir aufklärende Beziehungen zu dem Geschehen bei den Metazoen nachweisen könnten. Sie liefern uns daher kein Material zu den bekannten Chromosomen-Vererbungstheorien.

Bei den meisten Formen schließen wir auf das Vorkommen von Reduktionsteilungen nur aus dem gesetzmäßigen Auftreten von zwei rasch aufeinander folgenden Teilungen, welche der Gametenreife vorausgehen, und welche in den äußeren Modalitäten sehr an die Richtungskörperbildung oder an die Spermareifung erinnern.

Wir haben z. B. Richtungskörperbildung oben schon kennen gelernt bei den Isogameten von Actinophrys (S. 189, Fig. 194), bei Actinosphaerium (s. unten Fig. 230, S. 224). Bei der Coccidie Cyclospora caryolytica werden ebenfalls zwei „Reduktionskerne“ im Makrogameten gebildet, welche allerdings längere Zeit im Plasma desselben verweilen, ehe sie ausgestoßen werden (Fig. 220). Bei Hämosporidien scheinen ganz typische Richtungskörper gebildet zu werden (Plasmodium vivax nach Schaudinn, vgl. Fig. 232, S. 229). Bei den Volvociden, deren Makrogameten ja vollkommen an Metazoeneier erinnern, sollen nach Hartmann echte Reifungsteilungen vorkommen.

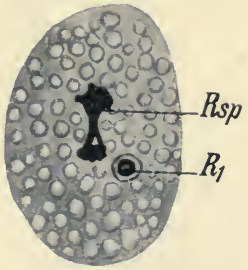



Fig. 220. Reifungsvorgänge des Makrogameten von Cyclospora caryolytica. *Rsp* zweite Reifungsteilung des Makrogametenkernes. $R_1$ der erste Richtungskörper noch im Makrogametenplasma liegend. (Nach Schaudinn.)

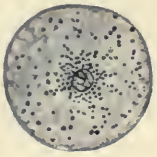


Fig. 221. Coccidium Schubergi. Kernauflösung und Chromidienbildung vor der Mikrogametenbildung in deren Mutterzelle. (Nach Schaudinn.)

Fig. 220. Fig. 221.

Bei den Myxosporidien schließt man aus dem Zugrundegehen gewisser Kerne bei der Sporenbildung darauf, daß es sich um Reduktionskerne handle.

Die Mikrogameten der Coccidien und Hämosporidien werden meist in größerer Anzahl gebildet. So z. B. bei Coccidium Schubergi, bei welcher Art Schaudinn Auflösung des Kernes und Rekonstruktion von kleinen Gametenkernen ohne Benutzung des Binnenkörpers beschrieben hat. Er deutet diesen Vorgang als „Chromatin“-Massenreduktion, wie oben ausgeführt wurde, fälschlicherweise (Fig. 221).

Bei den Adelea-Arten jedoch, bei denen aus einem Mikrogametocyten nur vier Mikrogameten entstehen, haben wir Teilungsvorgänge vor uns, welche mit größerem Recht den Reduktionsteilungen verglichen werden (Fig. 207, S. 199).

Schon Maupas und R. Hertwig haben infolge der Regelmäßigkeit, mit welcher bei der Konjugation der Infusorien jeder der Mikronuclei der Konjuganten vor der Karyogamie zwei Teilungen durchmacht, gefolgert, daß es sich dabei um Reifungsteilungen handle. Auch hat Hertwig festgestellt, daß bei Paramaecium aurelia in den

Geschlechtskernen weniger Chromatinelemente (etwa die Hälfte) als in den gewöhnlichen Nebenkernen vorhanden sind. Prandtl war der erste, welcher bei Didinium nasutum nachwies, daß es sich wirklich dabei um eine Zahlenreduktion der Chromosomen handelt, indem deren Zahl vor diesen Teilungen im Mikronucleus 16, nach denselben aber nur 8 beträgt, so daß infolgedessen durch die Karyogamie die Normalzahl wiederhergestellt werden kann (Fig. 223).

Diese Ergebnisse wurden neuerdings bestätigt, so von Popoff, welcher bei Carchesium polypinum eine Chromosomenreduktion im Mikronucleus ebenfalls von 16 auf 8 feststellte, von Collin, welcher bei Anoplophrya branchiarum ebenfalls im Mikronucleus Reduktion

Fig. 222.

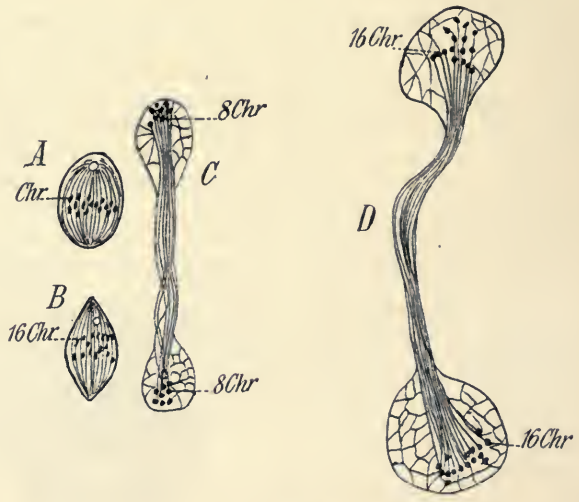



Fig. 223.

Fig. 222. Monoeystis rostrata. Chromosomenreduktion bei der Gametenbildung. A Progametenkern mit 8 Chromosomen. B Spindel einer Teilung, in deren Verlauf jeder Toehterkern nur 4 Chromosomen erhält. (Naeh Mulsow.)

Fig. 223 A—D. Chromosomenreduktion im Nebenkern von Didinium nasutum. A—C Reduktionsteilung, Stadien der Mikronueleusspindel; Verteilung der 16 Chromosomen zu je 8 auf beide Kernhälften. D Zum Vergleich eine Mikronucleusspindel ebenfalls von Didinium nasutum, von einer gewöhnlichen Teilung. Die 16 Chromosomen werden halbiert, so daß jede der Kernhälften je 16 halbe Chromosomen erhält, welche sieh durch Wachstum ergänzen. (Nach Prandtl.)

von 6 auf 3 Chromosomen bei der zweiten Reifeteilung fand, ferner von Enriquez, der bei Chilodon eine Reduktion von 4 auf 2 Chromosomen angibt.

Diese Befunde lassen also die Deutung der ersten Mikronucleusteilungen bei der Konjugation der Infusorien als Reifungssteilungen durchaus berechtigt erscheinen.

Dabei bleibt es allerdings zweifelhaft, in welcher Weise die dritte Teilung der Mikronuclei vor der Befruchtung, also die Teilung in stationären und Wanderkern zu erklären sei. Boveri faßt sie als eine verfrühte „erste Furchungsteilung“ resp. deren Homologon auf, während Bütschli der Ansicht ist, daß sie eine Anpassung an die

besonderen Anforderungen der partiellen Konjugation mit wechselseitiger Befruchtung darstellt.

Auch bei Gregarinen sind wiederholt Reduktionsteilungen angegeben worden. Ein sehr klares Beispiel hat neuerdings Mulsow beschrieben, der bei Monocystis rostrata bei der Gametenbildung eine Reduktion von 8 auf 4 Chromosomen nachwies (Fig. 222).

Ebensowenig jedoch wie die Angaben über geschlechtliche Vorgänge, haben sich die Schilderungen von Reifungserscheinungen und Zahlenreduktion der Chromosomen, welche Schaudinn und Prowazek bei Trypanosomen und Herpetomonas beobachtet haben wollten, bestätigen lassen.

Reifungserscheinungen sind immerhin, wie wir sahen, bei den Protozoen vielfach beobachtet. Die Vorgänge dabei und ihre Bedeutung sind noch wenig erforscht. Es ist daher sicherlich ein Fehler, wenn manche Autoren die hier auseinandergehaltenen Erscheinungen ohne weiteres homologisieren, wenn sie z. B. Ausstoßung des Karyosoms und Richtungskörperbildung für gleichwertige Erscheinungen halten. Gerade der Umstand, daß bei nahe verwandten Arten (z. B. Coccidium Schubergi und Cyclospora caryolytica) bei der einen nur Ausstoßung des Karyosoms, bei der anderen nur Richtungskörperbildung beim Makrogameten nachgewiesen ist, beweist, daß die Erforschung der Reifungsvorgänge noch sehr lückenhaft ist.

## IV. Die Annäherung und Verschmelzung der Gameten.

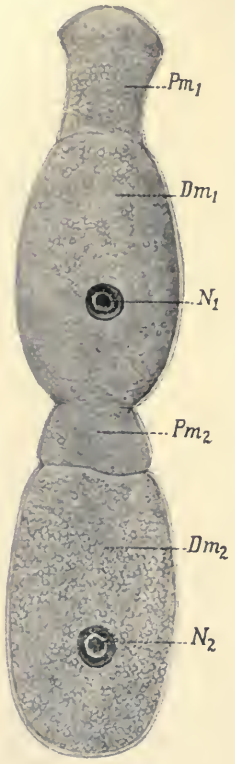
Die Tatsache, daß die Gameten, welche zur Vereinigung kommen, sich gegenseitig auffinden, ist vielfach durch komplizierte Vorgänge bedingt. In der gesamten lebenden Natur zeigt sich eine Tendenz, die Befruchtung zwischen „blutsverwandten“ Gameten zu vermeiden und die Vereinigung von Gameten von verschiedener Abstammung[1]) zu befördern. Diese teleologische Formulierung der an vielen Objekten gemachten Erfahrungen ist nur als deskriptiv und vorläufig anzusehen. Vielleicht werden die hier zu behandelnden Tatsachen mit der Zeit wichtige Kausalzusammenhänge in den Befruchtungsvorgängen aufhellen.

Auch bei den Protozoen ist in manchen Fällen eine auffällige Neigung zur Fremdbefruchtung und zur Vermeidung der Verwandtenbefruchtung angegeben worden. So berichtet Schaudinn, daß bei Foraminiferen (Polystomella) die aus dem gleichen Individuum stammenden Gameten nicht zur Kopulation gelangen, sondern umherschwärmen, bis sie zugrunde gehen. Dagegen tritt sogleich Kopulation ein, wenn man Gameten aus verschiedenen Mutterindividuen zusammenbringt. Das gleiche gibt er für Chlamydophrys stercorea an. Hieronymus hat bei Stephanosphaera pluvialis beobachtet, daß zwar innerhalb derselben Kolonie Kopulation von Gameten stattfindet, aber nur, wenn letztere verschiedenen Einzelzellen entstammen. Und so finden sich in der Literatur noch mancherlei Angaben, welche aber meist der Nachprüfung bedürfen. Z. B. wird auch angegeben, daß in Infusorienkulturen eine erhöhte Neigung zur Konjugation sich zeigt, wenn man verschiedene Kulturen miteinander mischt. Dem stehen jedoch Angaben von Bütschli, Calkins und Jennings gegenüber, welch letzterer z. B. zeigte, daß die Abkömmlinge eines In-

1) d. h. von solchen, welche von den gemeinsamen Ahnen durch eine sehr große Zahl von Generationen getrennt sind.

dividuums von Paramaecium in denselben Zeitabständen konjugieren, wie diejenigen der Stammkultur.

Wenn in der Natur in der Regel nur Abkömmlinge verschiedener Individuen kopulieren, so müssen die Gameten die Möglichkeit besitzen, einander zu finden. Das ist, wie die Erfahrung lehrt, durch ganz verschiedenartige Mittel verwirklicht. Aber nur in einer beschränkten Zahl von Fällen kennen wir bereits diese Mittel.




Bei Gregarinen erfolgt zum Teil sehr frühzeitig eine Vereinigung von zwei Individuen, welche später die Gameten aus sich hervorgehen lassen, zu einer sog. „Syzygie" (Fig. 224). Diese Individuen sind also wahrscheinlich schon frühzeitig männlich resp. weiblich differenziert. Bei einigen Formen ist diese Differenzierung an den verschiedenen Reservesubstanzen und dem Verhalten gegen Farbstoffe schon in recht frühen Stadien durch Léger und Dubosq nachgewiesen worden. Sie wachsen gemeinsam heran, indem sie mit je einem Ende aneinander geheftet sind, und lassen nach gemeinsamer Encystierung die Gameten aus ihren Körpern hervorgehen.

Bei Coccidien aus der Gattung Adelea beobachtet man eine Verklebung der Mikrogametocyten mit den Makrogametocyten, wobei die Reifeerscheinungen an beiden erst nach der Verklebung erfolgen; von den 4 entstehenden Mikrogameten gelangt meist nur der eine zum Eindringen in den Makrogameten (Fig. 207, S. 199).

Fig. 224. „Syzygie" von Gregarina blattarum. Zwei miteinander von Jugend auf vereinigte Individuen, welche sich später auch zusammen encystieren. (Original nach dem gefärbten Präparat.) $Pm_1$ Protomerit. $Dm_1$ Deutomerit. $N_1$ Kern des vorderen Tieres. $Pm_2$, $Dm_2$, $N_2$ die entsprechenden Teile des hinteren Tieres.

Aber auch in diesen Fällen muß schon frühzeitig eine Differenz zwischen beiderlei Individuen vorliegen, und es müssen daher besondere Ursachen sein, welche je ein weibliches Individuum mit einem männlichen zusammenführen.

Am leichtesten lassen sich diese Gesetzmäßigkeiten noch verstehen in den Fällen, wo beiderlei Gameten sich erheblich unterscheiden. Wo bewegliche Mikrogameten einen unbeweglichen Makrogameten befruchten, haben wir vielfach Grund, anzunehmen, daß die Abscheidung einer Substanz durch den Makrogameten eine chemotaktische Anlockung der Mikrogameten zur Folge hat: so wie die Apfelsäure, welche im Archegonium der Farnprothallien ausgeschieden wird, auf deren Spermatozoiden anlockend wirkt.

Damit stimmen die Beobachtungen (vor allem Schaudinns) überein, welcher eine deutliche Anlockung der Mikrogameten durch Makrogameten bei Coccidien und Hämosporidien dann eintreten sah, wenn durch Ausstoßung des Karyosoms Substanz aus dem Makro-

gameten in seine Umgebung entleert war. Exakte Versuche über diese Frage existieren jedoch noch nicht.

Daß die zur Vereinigung gelangenden Individuen in der Zeit vor der Befruchtung sich in einem besonderen chemischen Zustand befinden, welcher vor allem ihre Oberflächen betrifft, und welcher sie zu Verschmelzungen besonders geeignet macht, dafür sind Beobachtungen an verschiedenen Protozoen ein Beweis. Infusorien verkleben vor der Konjugation sehr leicht mit ihren Oberflächen untereinander, und es kommt gar nicht selten vor, daß 3—4 Individuen zu einer abnormen Konjugation sich vereinigen. Aehnliches ist auch bei Suctorien beobachtet worden, deren Konjugationsfortsätze oft mit mehreren benachbarten Individuen sich vereinigen, ja es kommt vor, daß die verschiedenen Konjugationsfortsätze eines Tieres sich gegenseitig aneinanderlegen (Fig. 225).

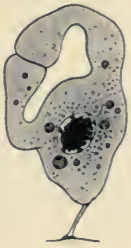


Fig. 225.

Fig. 226.

Fig. 225. Tokophrya cyclopum (Cl. u. L.). Die Konjugationsfortsätze eines Individuums treten untereinander in Verbindung (Autokonjugation?). Vergr. ca. 650. (Nach Collin.)

Fig. 226 A und B. Anisogame Konjugation. A Von Lacrymaria apiculatum, B von Chilodon cucullulus. $G_1$, $G_2$ die beiden Gameten. (Aus Bütschli.)

Bemerkenswert ist ferner, daß sich selbst bei meist als isogam beschriebenen Formen nicht selten eine Verschiedenheit der beiden zur Vereinigung kommenden Konjuganten in Gestalt und Größe erkennen läßt; so z. B. bei vielen holotrichen und hypotrichen Infusorien, wie die Abbildungen Fig. 226 A und B zeigen. So können wir wenigstens vermuten, daß die Vereinigung bei solchen Formen durch eine substantielle Verschiedenheit der Konjuganten veranlaßt wird.

---

Eine solche substantielle Verschiedenheit könnte entweder bedingt sein durch verschiedene Abstammung oder durch die Verschiedenheit der während der Entwicklung einwirkenden äußeren Bedingungen oder schließlich durch erbungleiche Teilung.

Den wenigen Beobachtungen, welche für Kreuzbefruchtung zwischen Individuen von verschiedener Abstammung bei den Protozoen sprechen, stehen zahlreiche Erfahrungen gegenüber, welche zeigen, daß die in

einer Kultur gehaltenen Infusorien, die in einem Wirt lebenden Coccidien und Hämosporidien in großer Anzahl die zur Kopulation geeigneten beiden Sorten von Gameten aus sich hervorgehen lassen, obwohl sie oft nur von einem Individuum abstammen können (reine Linien bei Paramaecium nach Jennings). Auch kommt bei ihnen Kopulation zustande. Schaudinn hat allerdings für einige Formen angegeben, daß sich in allen Stadien die männlichen und weiblichen

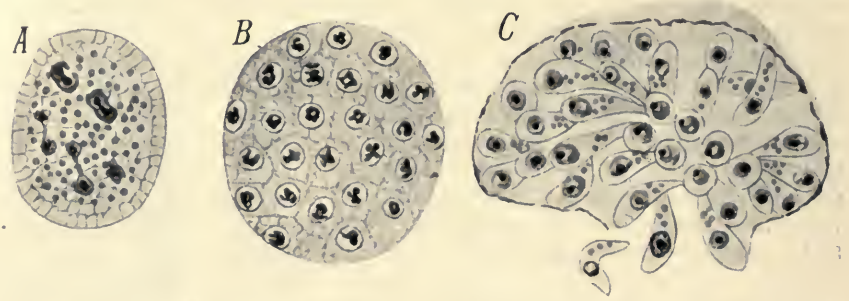



Fig. 227. A Männlicher Agamet von Cyclospora caryolytica, dessen Kern schon in Teilung begriffen ist, B und C dessen Fortpflanzung durch multiple Teilung. (Nach Schaudinn.)

Individuen unterscheiden lassen, so für Cyclospora caryolytica, Leucocytozoon Ziemanni und Haemoproteus noctuae. Bei Cyclospora caryolytica sind diese verschiedenen Formen auch als Agameten sehr leicht voneinander zu unterscheiden, nicht nur durch den verschiedenen Gehalt an Reservestoffen, sondern auch durch die verschiedene Form der Zellteilung und das Vorhandensein eines Restkörpers im weiblichen (Fig. 228 C) und dessen Fehlen im männlichen Geschlecht (Fig. 227 C).

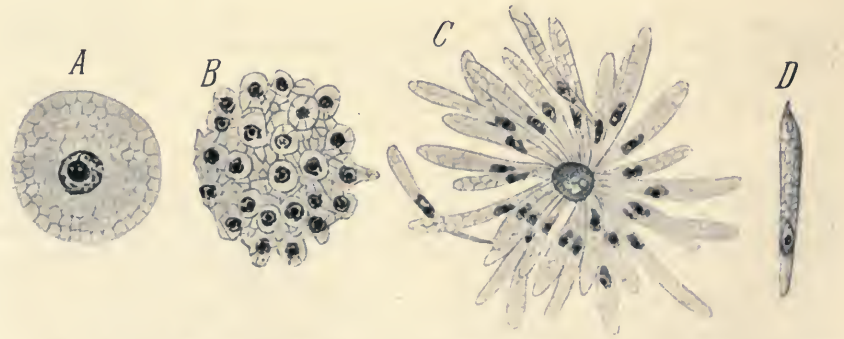



Fig. 228. A Weiblicher Agamet von Cyclospora caryolytica, B—C dessen multiple Teilung. D Daraus entstandener junger ♂ Agamet. (Nach Schaudinn.)

Aber auch in diesem Falle müßte es sich um nichts anderes handeln, als um eine frühzeitig erfolgte Geschlechtsbestimmung, wobei wohl der Einfluß äußerer Faktoren wirksam gewesen sein kann. Daß solche geschlechtlich determinierte Agameten sich, ehe sie geschlechtsreif werden, noch einigemal ungeschlechtlich fortpflanzen, würde sich an die oben (S. 211) erwähnten Fälle von Fortpflanzung von Gameten anschließen. In jedem Fall stammen aber

solche weiblichen und männlichen „Agameten“ von befruchteten weiblichen Individuen ab, die sich zunächst nicht voneinander unterscheiden lassen. Die Versuche, bei allen möglichen Protozoen (Trypanosomen, Plasmodien, Coccidien etc.) männliche und weibliche Agameten nachzuweisen, haben manche Untersucher zu sehr kritiklosen, phantastischen Deutungen von Färbungs- und Größenverschiedenheiten der im gleichen Präparat beobachteten Individuen verführt. Die Unterschiede haben sich mittlerweile auf andere Ursachen zurückführen lassen; auch hat man z. B. bei Trypanosomen die auf Grund solcher Unterschiede vorausgesetzten geschlechtlichen Vorgänge nicht nachweisen können.

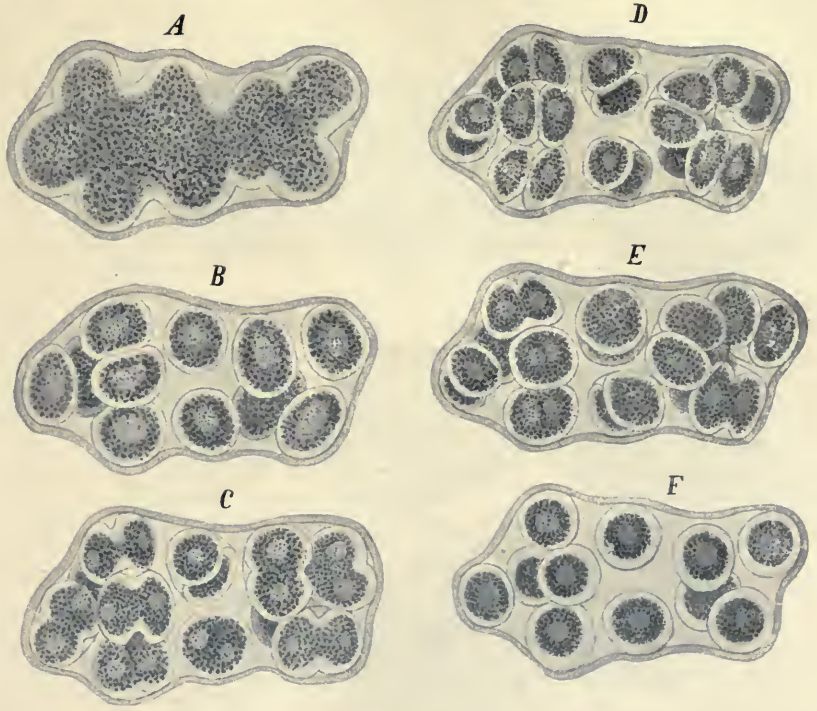



Fig. 229 A—F. Actinosphaerium Eichhorni Ehrbg. A Muttercyste bei beginnender Abfurchung in die Primärcysten. B Abfurchung beendet (nach 6 Stunden). C Teilung der Primärcysten in die Sekundärcysten (15 Stunden später). D Teilung in die Sekundärcysten beendet, Zeit der Richtungskörperbildung (8 Stunden später). E Beginnende Verschmelzung der Sekundärcysten (16 Stunden später). F Stadium der sog. Keimkugeln (Cystozygoten, 9 Stunden später). Der Vorgang an einem und demselben Exemplar verfolgt. (Nach R. Hertwig. Die Gallerthülle der Muttercyste schematisch eingezeichnet aus Lang.)

Das Bemerkenswerte ist eben, daß sich in allen nachgewiesenen Fällen von geschlechtlicher Fortpflanzung unter natürlichen Bedingungen am gleichen Orte immer die beiden differenten Formen von Gameten bilden, so daß die Befruchtung ermöglicht wird. Es muß also ein gewisser Zusammenhang zwischen den an einem Ort vereinigten Individuen vorliegen, welcher das Auftreten der beiden Geschlechter bedingt. Es frägt sich nun, ob diese Gesetzmäßigkeit durch innere oder äußere Faktoren verursacht ist.

Was am meisten gegen die versuchte Erklärung der Vereinigung von Gameten infolge von substantieller Verschiedenheit sprechen könnte, daß sind die Fälle von Autogamie, welche bei einer ganzen Anzahl von Protozoen beschrieben worden sind. Autogamie ist bei Protozoen erst in der letzten Zeit nachgewiesen worden. Man versteht unter der Bezeichnung Autogamie einen Befruchtungstypus, bei welchem alle wesentlichen Vorgänge sich im Protoplasma einer ungeteilten Zelle abspielen.

Autogamie in diesem Sinne ist also eine extreme Ausbildung des Befruchtungstypus, welcher Automixis genannt wird, und in welchem alle Fälle von Selbstbefruchtung zusammengefaßt werden. Cha-

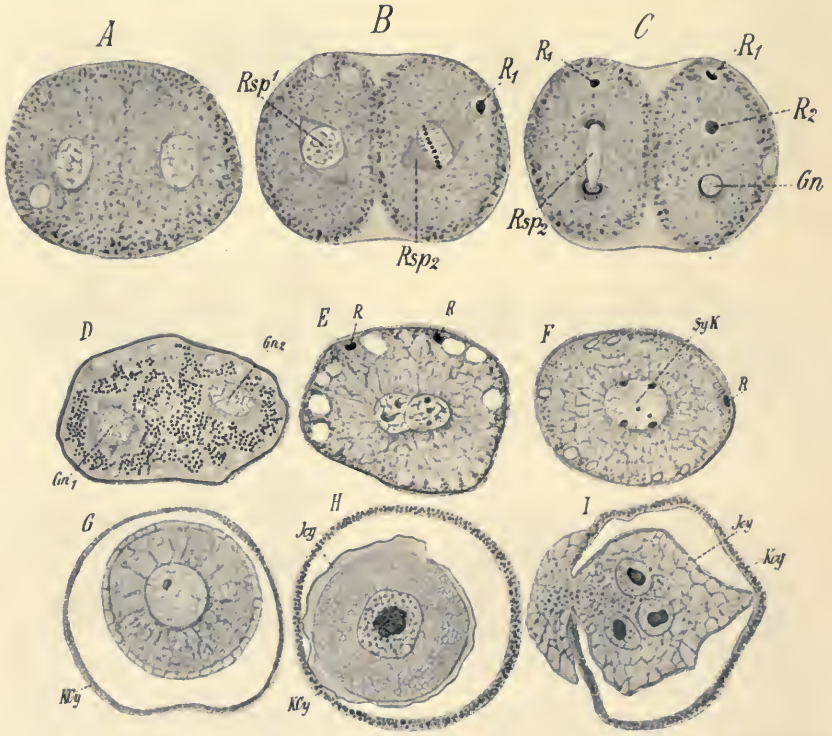



Fig. 230 A—I. Actinosphaerium Eichhorni (Schnittbilder). A Entstehung der Gameten aus einem Individuum. B und C Reifung der Gameten durch Bildung der Richtungskörper. D—F Befruchtung. G—H Cystenbildungen der Zygote. I Auskriechen des schon wieder mehrkernig gewordenen Sprößlings aus der Cyste. *Rsp*¹ erste Richtungsspindel, $Rsp_2$ zweite Richtungsspindel. $R_1$ erster Richtungskörper, $R_2$ zweiter Richtungskörper. *Gn* Gameten ($Gn_1$, $Gn_2$ Kerne der beiden Gameten). *Syk* Synkaryon. *KCy* äußere kieselige Cyste. *Icy* innere Cyste. (Nach R. Hertwig.)

rakteristisch für Automixis ist die Produktion beider zur Kopulation gelangenden Gameten durch ein Individuum.

Der am besten bekannte Fall von Automixis bei den Protozoen ist die Kopulation bei Actinosphaerium Eichhorni. Bei diesem vielkernigen Heliozoon geht der Befruchtung eine Auflösung eines Teiles der Zellkerne voraus. Das Tier encystiert sich, indem es sich abkugelt, die Pseudopodien einzieht und eine Gallerthülle abscheidet.

Innerhalb dieser „Muttercyste“ wird die Zahl der Kerne von 20—500 auf ca. 5 Proz. dieser hohen Zahlen reduziert; diese Verminderung der Kernzahl erfolgt durch Auflösung und Resorption. (Doch sollen möglicherweise vorher sämtliche Kerne paarweise verschmolzen sein [?].)

Nachdem die Kernzahl vermindert ist, zerfällt die Muttercyste in ebensoviel Tochtercysten, wie nunmehr Kerne vorhanden sind. Nach einer Mitose des Kernes teilt sich sodann jede Tochtercyste in zwei Nachkommen, die Gameten. In jedem von ihnen erfolgt nun eine Vorbereitung zur Kopulation durch Bildung von zwei „Richtungskörpern“; der Gametenkern teilt sich mitotisch, von den entstehenden Kernen schrumpft alsbald der eine zusammen, er wird aus dem Plasma herausgedrängt und geht zugrunde (Fig. 230 A—C). Nachdem der Gametenkern wieder gewachsen ist, wiederholt sich der Vorgang, wodurch der zweite Reduktionskörper gebildet wird. In der Aequatorialplatte der ersten Richtungsspindel lassen sich doppelt soviel chromosomenähnliche Verdichtungen von Chromatin nachweisen, wie in derjenigen der zweiten Richtungsspindel. Somit liegt hier offenbar ein Fall von echter „Reduktion“ vor.

Die durch den Reduktionsvorgang gereiften Gameten, von denen, wie erwähnt, je zwei Schwesterindividuen in einer gemeinsamen Gallerthülle vereinigt sind, verschmelzen darauf miteinander, und ihre Kerne nähern sich einander und verschmelzen, so daß wir in der Zygote einen großen, mit stattlichem Binnenkörper versehenen Kopulationskern (das Synkaryon) vorfinden (Fig. 230 F). Die Zygote scheidet noch eine Gallerthülle und eine dem Protoplasma dicht anliegende Cystenwand ab; im Innern der komplizierten Umhüllungen liegen die Zygoten oft mehrere Wochen im Ruhezustand. Dann erfolgen Teilungen des Kernes, und aus der Cyste kriechen junge Actinosphärien mit einigen Kernen aus.

Wir haben also hier Kopulation von zwei nächstverwandten Individuen (Schwestertieren) vor uns, welche in einwandfreier Weise durch zusammenhängende Beobachtung am Lebenden sichergestellt wurde. Diese Beobachtung weicht vollkommen von all unseren sonstigen Erfahrungen in der organischen Welt ab.

Diese Form der Kopulation bezeichnet man auch als Pädogamie, um dadurch zum Ausdruck zu bringen, daß die kopulierenden Gameten erst ganz frisch aus einer Vermehrung der Mutterzelle hervorgegangen waren. Es sind noch eine ganze Anzahl ähnlicher pädogamer Befruchtungsvorgänge bei Protozoen beschrieben worden, so bei Polytoma, bei Mycetozoen, ferner bei Protophyten und Bakterien, die aber meist bestritten werden.

Die Pädogamie leitet direkt über zur eigentlichen Autogamie. Doch gibt es unter den Protozoen keinen einwandfrei beschriebenen Fall von Autogamie. Es wird zwar vielfach angenommen, daß in den Cysten der parasitischen Amöben ein autogamer Befruchtungsvorgang vorkomme. Schaudinn hat ihn zuerst für Entamoeba coli beschrieben, und seither haben ihn Wenyon (für E. muris), Hartmann u. a. bestätigen zu können geglaubt. Es soll sich bei Entamoeba coli ein einzelnes Tier encystieren, dessen Kern sich in zwei Tochterkerne teilt, welche an zwei Pole der Cyste rücken. Im Plasma bildet sich zwischen ihnen eine Lücke. Dann sollen Chromidien aus den Kernen austreten; letztere sollen je 2 Reduktionskerne bilden, die zugrunde gehen (Fig. 231 d). Die beiden „reduzierten“ Kerne vereinigen

sich nicht sogleich, sondern, ähnlich wie wir dies bei der Konjugation der Infusorien kennen gelernt haben, soll sich jeder von ihnen in einen stationären und einen Wanderkern teilen; d. h. durch Verlängerung der Kernspindel bei der Teilung soll je einer der Tochterkerne in die gegenüberliegende Hälfte der Cyste geschoben werden, wo er angeblich mit dem zurückgebliebenen Tochterkern der anderen Spindel verschmilzt (Fig. 231 e u. f). Hier liegt also eine Doppelbefruchtung vor, es resultieren zwei befruchtete Kerne.

Die vorübergehend auftretende Lücke im Plasma wird als die Andeutung einer unterdrückten Teilung gedeutet.

Ebenso vorsichtig wie die angebliche Autogamie der parasitischen Amöben müssen die Angaben über Autogamie bei anderen Amöben, bei Flagellaten und Myxosporidien beurteilt werden. So muß wohl die von Prowazek beschriebene Autogamie von Trichomastix lacertae definitiv aus der Reihe der gesicherten Automixisfälle ausscheiden.

Pädogamie und Autogamie machen, wie Hartmann ganz mit Recht hervorhebt, und wie vor allem aus den gesicherten Fällen aus dem Pflanzenreich zu entnehmen ist, durchaus den Eindruck, als seien

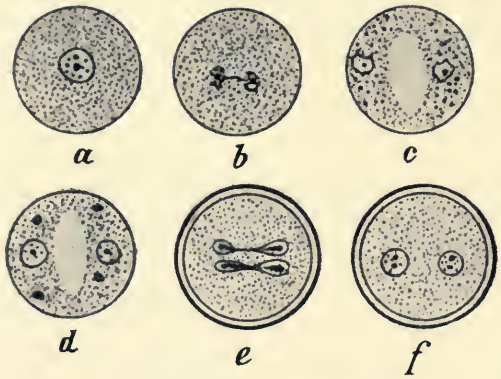



Fig. 231. Autogamie bei Entamoeba coli. a Einkernige Amöbe. b Teilung des Kernes. c Auftreten des Spaltes. d „Richtungskörper"-Bildung. e Teilung der beiden gereiften Kerne in je einen stationären und einen Wanderkern. f Cyste mit zwei Kernen, deren jeder aus der Verschmelzung eines stationären Kernes mit einem Wanderkern entstanden ist. (Nach Hartmann.)

sie durch Rückbildung aus einer typischen Befruchtung, einer Amphimixis von Geschlechtszellen verschiedener Herkunft, abzuleiten.

Das gilt in noch ausgesprochenerer Weise für die sogenannte Parthenogamie. Als solche ist eine Automixis (eine Selbstbefruchtung) in einer geschlechtlich differenzierten Gametenzelle zu bezeichnen. Unter Umständen sieht man Gameten zu einer intensiven Vermehrung und Produktion von Agameten schreiten, ohne daß eine Befruchtung durch Amphimixis vorausgegangen wäre. Sie vermehren sich also „parthenogenetisch". Der Parthenogenesis soll nun ein Vorgang der Selbstbefruchtung vorausgehen, wie er ja auch bei der Parthenogenese von Metazoen in seltenen Fällen beobachtet worden ist, bei denen z. B. ein Reduktionskern mit dem Eikern in einem Selbstbefruchtungsakt verschmelzen kann.

Nach Schaudinn kommt Parthenogamie bei Haemoproteus noctuae und bei Plasmodium vivax vor. Für Haemoproteus gibt es in beiden Wirten dieses Parasiten, in der Eule und in der Stechmücke, für Plasmodium im Menschen ungünstige Perioden, in welchen die vorhandenen Individuen massenhaft zugrunde gehen. Dann bleiben nur gewisse (weibliche) Individuen übrig und halten sich längere Zeit am Leben. Kommen dann wieder günstigere Zeiten, so treten „Rezidive" der durch das Protozoon erzeugten Krankheit ein, indem die Zahl der Parasiten sich wieder stark vermehrt. Die Fähigkeit zu dieser Vermehrung sollen nach Schaudinn die

wenigen vorhandenen Individuen durch einen Akt der Selbstbefruchtung erhalten; es sollen der Blepharoblast und ein aus dem Zellkern austretender kleiner Kern je zwei Richtungskerne abschnüren, nach dieser Reifung sollen sie in den großen Kern eintreten, verschmelzen und seinen neuen Binnenkörper bilden. Im Anschluß an diesen Vorgang soll dann die intensive Vermehrung beginnen.

Weitere Fälle von Parthenogamie werden bei Amöben, Flagellaten und dem ciliaten Infusor Ichthyophthirius beschrieben.

Es muß übrigens hervorgehoben werden, daß die meisten in den letzten Abschnitten erwähnten Beispiele von Selbstbefruchtung noch genauerer Prüfung bedürfen. Vielfach handelt es sich um sehr kleine Organismen, und da die Vorgänge fast ausschließlich an konservierten Präparaten untersucht wurden, so haben wir mit zahlreichen Fehlerquellen zu rechnen. Auch das lebende Objekt kann nicht in allen Fällen vor Täuschungen bewahren.

Bei der hohen theoretischen Bedeutung der beschriebenen Befunde scheint mir daher große Vorsicht bei ihrer Auslegung angebracht. Weitere Untersuchungen werden unter anderem festzustellen haben, ob es sich nicht in manchen Fällen um abnorme, nur in künstlichen Kulturen auftretende Vorgänge, und ferner ob es sich wirklich um echte Autogamie im Sinne von „extremster Inzucht" handelt. Manche Formen, bei denen Autogamie bekannt geworden ist, sind nämlich Organismen, bei denen Plasmogamie häufig beobachtet wird. Somit könnten wohl die Kernsubstanzen von verschiedenen Individuen stammen, resp. es könnte die Autogamie durch Plasmogamie ergänzt werden, indem letztere als regulärer Vorgang für die „Kreuzung" sorgte. Die Plasmogamie wäre dann biologisch ähnlich zu bewerten wie die oben (S. 220) geschilderte Syzygienbildung bei den Gregarinen. Alle neueren Untersuchungen bestärken meine Zweifel; es scheint in vielen Fällen infolge ungenügender Erforschung der Vorgänge voreilig auf das Vorkommen von Autogamie geschlossen worden zu sein. Das gilt wie für Entamoeba und Trichomastix auch für die Fälle von Parthenogamie. Der einzige Fall, der einer schärferen Kritik standhalten kann, ist die von R. Hertwig studierte Pädogamie von Actinosphaerium, deren theoretische Bedeutung aber durch die Vielkernigkeit und die plasmogamischen Erscheinungen bei diesem Protozoon eingeschränkt wird.

Plasmogamie. Unter Plasmogamie (oft auch Plastogamie geschrieben) versteht man die Verschmelzung zweier oder mehrerer agamer Individuen mit ihren Plasmaleibern, wobei man meist annimmt, daß keine Vereinigung der Kerne eintritt. Plasmogamie ist vielfach bei Amöben, Heliozoen, Foraminiferen etc. festgestellt worden. Bei Actinosphaerium, Actinophrys, bei Amoeba proteus, bei Arcella, Platoum, Chlamydophrys etc. kann man sie leicht beobachten. Auch bei ciliaten Infusorien sind Fälle bekannt geworden (Stylonychia, Paramaecium putrinum), und es ist nicht unwahrscheinlich, daß manche Formen, welche in allen Gruppen der Protozoen als besondere Arten und Gattungen beschrieben worden sind, auf Plasmogamie zurückzuführen sind (Formen mit verdoppelten Kern- oder Organellenzahlen [vierkernige Arcellen, zweikernige Difflugien etc.?]). In der Regel bleiben plasmogamierte Individuen nicht dauernd vereinigt, sondern sie trennen sich nach längerer oder kürzerer Zeit wieder. Doch können sie generationenlang vereinigt bleiben. Das klassische Beispiel für Plasmogamie bieten die Mycetozoen, bei denen oft viele tausend ein- oder wenigkernige Myxamöben sich zu großen, viel-

kernigen „Plasmodien“ vereinigen, welche unter Umständen sich wieder in die einzelnen Komponenten auflösen können.

Eine Lösung der Schwierigkeiten, welche die Entstehung der beiden Gametenformen unter scheinbar gleichen äußeren Bedingungen der Deutung bereitet, könnte sich eventuell ergeben, wenn sich die Angaben über erbungleiche Teilung bestätigen. So hat Enriquez angegeben, daß bei dem Infusor Opercularia durch eine inäquale Teilung aus einem vegetativen Individuum je ein Makro- und ein Mikrogamet entstehen, welche sofort konjugationsreif sind.

## V. Der Befruchtungsvorgang.

Das allen Befruchtungsvorgängen Gemeinsame ist die Vereinigung von Kernsubstanzen, welche aus zwei verschiedenen Zellen stammen. Damit ist aber die morphologische Charakterisierung des Befruchtungsvorganges nicht erschöpft; denn wir kennen manche Kernvereinigungen, welche wir bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse nicht als Befruchtung betrachten. Bei plasmogamischen Vereinigungen kommt es nicht selten gleichzeitig mit der Verschmelzung der Zellleiber auch zur Verschmelzung der Kerne. Es resultieren dann Individuen, welche in ihrem ganzen Bau, je nachdem zwei oder mehr Individuen plasmogamiert haben, die doppelten bis mehrfachen Dimensionen eines normalen Individuums aufweisen. Auch die Kerne solcher Individuen, welche in allen Formeinzelheiten mit normalen Tieren übereinstimmen, sind von doppelter bis mehrfacher Größe. Beobachtungen dieser Art sind an Thekamöben, Foraminiferen und Infusorien gemacht worden.

Die zahlreichen oben angeführten Tatsachen machen es nun wahrscheinlich, daß die Reifungserscheinungen es sind, welche den Unterschied zwischen solchen plasmogamischen Totalverschmelzungen und echten Befruchtungen darstellen.

Bei der Befruchtung vereinigen sich Kernsubstanzen aus verschiedenen Zellen, welche durch Reifungserscheinungen in einen von den Kernsubstanzen agamer Individuen abweichenden Zustand gebracht worden sind.

Die Verschmelzung der Gameten erfolgt im einfachsten Fall, indem sie wie Tropfen von Flüssigkeiten zusammenfließen. Sind beide Gameten durch Geißeln oder Cilien beweglich, so geht der Verschmelzung ein lebhaftes Umeinandertanzen der Gameten voraus, wobei diese sich aneinander schmiegen und offenbar ihre Eigenform aufgeben, indem sie in einen flüssigen Zustand übergehen. In allen Fällen von Isogamie und in der Mehrzahl der Fälle von Anisogamie ist daher die Zygote kugelig.

Nur in den extremen Fällen der Anisogamie, welche nach dem Typus der Oogamie verlaufen, besitzt oft der Makrogamet eine von der Kugelgestalt abweichende Eigenform, welche durch die Befruchtung nicht verändert wird. Doch auch in diesen Fällen pflegt der Mikrogamet bei der Befruchtung nicht der einzige aktive Teil zu sein. Zwar hat er die wesentliche Bewegungsleistung auszuführen, indem er den Makrogameten aufzusuchen und sich in dessen Substanz einzubohren hat. Aber der Makrogamet sendet ihm z. B. bei Coccidien und Hämosporidien einen Empfängnishügel entgegen, eine plasma-

tische Vorwölbung, welche den Mikrogameten aufnimmt. Bei manchen Coccidien erfolgt das Eindringen stets an derselben Stelle, welche für diesen Zweck in gewissem Sinne präformiert erscheint.

Die Vereinigung der Gameten ist in manchen Fällen (z. B. bei Plasmodium vivax nach Schaudinn) von heftigen plasmatischen Strömungen begleitet, welche offenbar nach vollständiger Durchmischung resp. Vereinigung der Bestandteile beider Gameten zur Ruhe kommen.

Nach der Vereinigung der Plasmaleiber wandern die Kerne (der männliche und der weibliche Gametenkern) aufeinander los, um sich nach kürzerer oder längerer Zeit zu vereinigen (Karyogamie). Das Synkaryon (wie man die vereinigten Gametenkerne auch nennt) bildet entweder sogleich einen kugeligen Ruhekern (z. B. bei Actinosphaerium, Gregarinen), oder es bildet sich ein spindelförmiger Körper (die Befruchtungsspindel der Coccidien, die direkt in Teilung übergehende Befruchtungspindel der Infusorien). Während meist eine wenigstens für unser gegenwärtiges Unterscheidungsvermögen vollständige Durchmischung der beiden Kernanteile stattfindet, kann man in anderen Fällen noch eine Zeitlang die mütterlichen und väterlichen Anteile des Synkaryons gesondert nebeneinander erkennen. Das ist

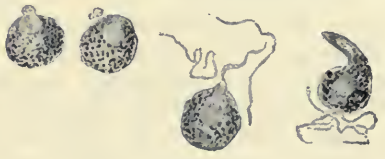



Fig. 232. Befruchtungsvorgang beim Tertianparasiten (Vergr. 1000). No. 1 Vorwölben der Kernsubstanz des Makrogameten. No. 2 Makrogamet mit abgeschnürter Kernsubstanz (Reduktionskörper). No. 3 Eindringen des Mikrogameten in den Makrogameten. No. 4 der befruchtete Makrogamet ist zum Ookineten geworden. Unter ihm liegen einzelne durch eine Absonderung des Makrogameten gelähmte Mikrogameten, so daß keine Ueberbefruchtung eintreten kann. (Nach Schaudinn aus Ruge.)

z. B. bei den Infusorien vielfach noch während der Ausbildung der ersten metagamen Teilungsspindel der Fall (Gonomerie).

Aehnlich wie bei den Metazoeneiern finden wir auch bei den Protozoengameten Einrichtungen zur Verhütung der Mehrfachbefruchtung. So bildet sich bei den Makrogameten der Coccidien unmittelbar nach erfolgter Befruchtung an der Oberfläche die Cystenhülle aus. Bei Hämosporidien wird an ihrer Stelle eine weich bleibende Gallerthülle abgesondert, an welcher die abgehaltenen Mikrogameten verkleben und zugrunde gehen (Plasmodium vivax nach Schaudinn). Ausgeschiedene Flüssigkeiten oder gallertige Massen umhüllen nach der Befruchtung bei anderen Coccidien und Hämosporidien nicht selten die abgestorbenen, nicht zur Befruchtung gelangten Mikrogameten, was von manchen Autoren als ein Zeichen von Giftwirkung der Ausscheidungen der Makrogameten betrachtet wird.

In ganz entsprechender Weise erfolgt die Bildung von Hüllen in zahlreichen anderen Fällen in unmittelbarem Anschluß an die Befruchtung (vgl. Actinosphaerium, Chlamydomonaden, Flagellaten, Coccidien, Gregarinen etc.).

Wie wir aber bei manchen Metazoen physiologische Polyspermie als besonderen, seltenen Fall kennen, scheinen auch bei manchen Protozoen ähnliche Vorgänge vorzukommen. Schaudinn hat bei Cyclospora caryolytica beobachtet, daß anders als bei den meisten Coccidien nicht sofort nach dem Eindringen des befruchtenden Mikrogameten vom Makrogameten eine Hülle gebildet wird; es dringen vielmehr eine größere Anzahl von Mikrogameten ein; welche aber nicht mit dem Makrogametenkern verschmelzen, sondern im Plasma liegen bleiben, schrumpfen, zerfallen und resorbiert werden (vgl. Fig. 235 auf S. 232).

Bei anderen Formen bleibt die Zygote zunächst ohne feste Hülle und ist sogar beweglich, z. B. in Form des sogenannten Ookineten der Hämosporidien, welcher erst nach einer Wanderung zur Ruhe gelangt und zu Vermehrungsakten schreitet. Manche Mastigophoren und die Mehrzahl der Ciliaten lassen an die Befruchtung keine Ruhe-(Cysten-)stadien anschließen, wenigstens soweit wir bisher wissen.

## VI. Die Folgeerscheinungen der Befruchtung. Entwicklungsgeschichte der Protozoen.

Bei den Metazoen ist die Befruchtung der Ausgangspunkt für die Entstehung eines neuen Individuums. Durch sie wird eine Periode lebhaftester Zellvermehrung eingeleitet, wobei eine große Menge von Kernsubstanzen neu gebildet wird. In der Folge differenzieren sich die Zellen in den einzelnen Geweben des neuen Individuums. Auf Grund dieser Vorgänge kam man dazu, Entwicklung zu definieren als „Teilung und Differenzierung“ von Zellen. Und man faßte die Befruchtung als den Auslösungsvorgang auf, welcher die latenten Potenzen des Eies weckt (abgesehen natürlich von der Vermischung der Eigenschaften zweier Individuen, deren Bedeutung für die Vererbung nicht verkannt wurde).

Das Studium der Protozoen hat zu einer anderen Auffassung genötigt. Vor allem wurde im Zusammenhang mit den Loebschen Forschungen über die künstliche Parthenogenesis beim Metazoenei erkannt, daß beim Befruchtungsvorgang der auslösende Entwicklungsreiz und ein zweiter Faktor voneinander getrennt betrachtet werden müssen. Beide Faktoren finden wir bei der Befruchtung der Metazoen fast stets vereinigt.

Bei den Protozoen stellt die Befruchtung jedoch vielfach keinen Entwicklungsreiz dar. Vielmehr folgt ihr z. B. bei den Infusorien eine Verlangsamung der Teilungsschritte, bei vielen Plasmodromen, besonders bei Flagellaten, umgibt sich die Zygote nach erfolgter Befruchtung mit einer Cystenhülle und verharrt oft lange Zeit im Ruhezustand, ohne daß zunächst überhaupt Zellteilungen erfolgen (Actinosphaerium, Chlamydomonadinen, Volvocineen, Diatomeen etc.). Vorausgesetzt also, daß in diesen Fällen der Befruchtungsvorgang richtig erkannt ist, können wir ihn hier nicht als Entwicklungsreiz betrachten.

Wir werden am Schluß des Kapitels auf diese Unterscheidung zurückkommen. Zuerst müssen wir aber erörtern, in welchem Sinne überhaupt bei den Protozoen von Entwicklung gesprochen werden kann.

„Unter Entwicklung verstehen wir den Ablauf jener Formveränderungen, durch welche organische Gestaltung erzeugt wird.“ (Korschelt und Heider.)

Um diese Definition auf die Protozoen anwenden zu können, müssen wir dem Begriff „Gestaltung“ eine umgrenzte Fassung zugrunde legen; denn es ist klar, daß wir die der Bewegung oder Nahrungsaufnahme dienenden Formveränderungen eines Rhizopoden nicht unter den Begriff der Entwicklung einbeziehen können, wenn auch viel-

Fig. 233 A—F. Pyxinia Möbuszi Leg. u. Dub. Wachstum und Entwicklung der Gregarine aus dem an die Wirtszelle angehefteten Sporozoiten. (Vergr. 1000.) A—D Bildung des in die Zellen eindringenden Fortsatzes des Epimeriten. E, F weitere Ausbildung desselben; Differenzierung des Gregarinenkörpers in Proto- und Deutomerit. (Nach Léger und Dubosq aus Lühe.)

leicht die Zukunft lehren wird, daß auch hier ähnliche Kausalzusammenhänge vorliegen.

Vor allem bei Flagellaten sind die Größendifferenzen zwischen den erwachsenen Stadien und den aus ihnen durch Teilung hervorgehenden Tochtertieren oft sehr auffällig. Wir können das bei allen frei-

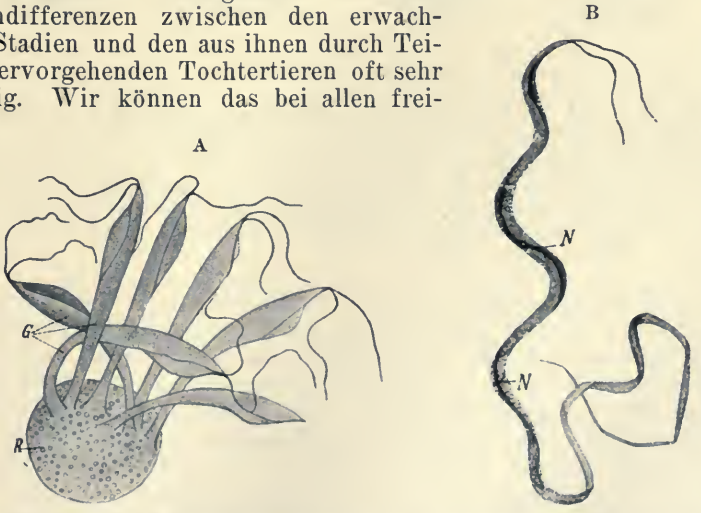



Fig. 234 A u. B. Mikrogametenentwicklung bei Aggregata spinosa. A halberwachsene Mikrogameten *(G)*, auf dem Restkörper *(R)* aufsitzend. (Nach dem Leben.) B vollkommen entwickelter Mikrogamet. *N* sein bandförmig umgestalteter Kern. (Nach Moroff.)

lebenden Protomonadinen, bei Trypanosomen und vielen anderen Formen beobachten. Ist der Körper nicht sehr kompliziert gebaut, hat er vor allem keine Hüllbildungen, so kann das Tochtertier in allen Dimensionen und Formen ein vollkommenes Abbild des Muttertiers darstellen. Bei amöboiden und sehr metabolischen Formen können jedoch starke Abweichungen der Jugendstadien von den Eltertieren vorkommen, welche nicht selten zu Verwechslungen mit anderen Arten, mit Geschlechtsformen usw. Anlaß gegeben haben. Diese Verschiedenheiten pflegen sich unter normalen Bedingungen während des Wachstums durch „Entwicklung" auszugleichen.

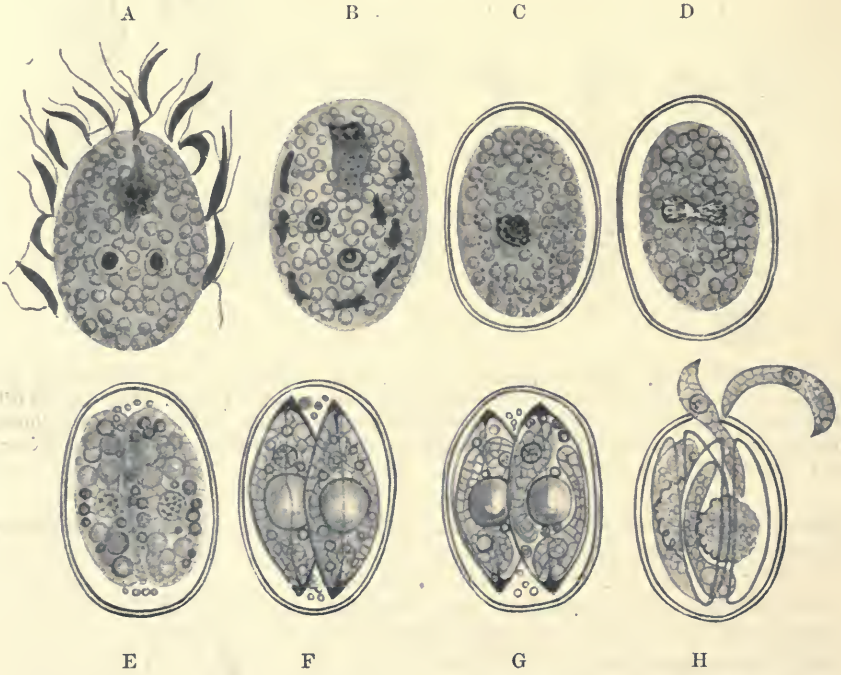



Fig. 235 A—H. Cyclospora caryolytica Schaudinn. A Befruchtung, Makrogamet, von Mikrogameten umschwärmt, deren einem der Makrogametenkern einen Fortsatz entgegenstreckt; im Plasma zwei Reduktionskörper. B Makrogamet mit Synkaryon, zwei Reduktionskörpern und Resten der in Resorption begriffenen überschüssigen Mikrogameten. C Derselbe mit Sporocystenhülle; Reduktionskörper und überschüssige Mikrogameten. D Erste Teilung des Synkaryons. E Teilung des Sporocysteninhalts. F Bildung der Sporen. G Bildung der Sporozoiten und Restkörper in den Sporen. H Auskriechen der Sporozoiten. (Nach Schaudinn.)

Entwicklungsvorgänge sind als solche um so eher erkennbar, je komplizierter die Organisation des betreffenden Protozoons im „erwachsenen" Zustand ist. Am meisten werden wir an die Entwicklung der Metazoen erinnert, wenn es sich um einen relativ kleinen Keim handelt, welcher unter gleichzeitig erfolgendem Wachstum Formveränderungen durchmacht, deren Beendigung den Abschluß einer Phase im Leben des Tieres bedeutet. Als lehrreiches Beispiel sei die Entwicklung einer Gregarine aus dem Sporozoiten angeführt (z. B. Pyxinia, Fig. 233). Der in eine Wirtszelle eindringende oder an eine solche sich anhängende Keim dieser Protozoen stellt ein ganz indifferentes,

etwa würmchenförmiges Stück Protoplasma mit einem Kern dar; er wächst allmählich heran und unterdessen differenzieren sich an seinem Körper Haftorgane, Cuticula und Myoneme etc. Es tritt eine Sonderung von Epi-, Proto- und Deutomerit ein. Kurz, das heranwachsende Tier ist vollkommen von seinem Keim verschieden gestaltet.

Und noch ein weiterer Umstand erinnert uns in der Gregarinenentwicklung an die Metazoenontogenie: während die erwachsenen Gregarinen bei den verschiedenen Arten außerordentlich mannigfaltige Gestaltungen besitzen, sind die Keime vielfach voneinander kaum unterscheidbar.

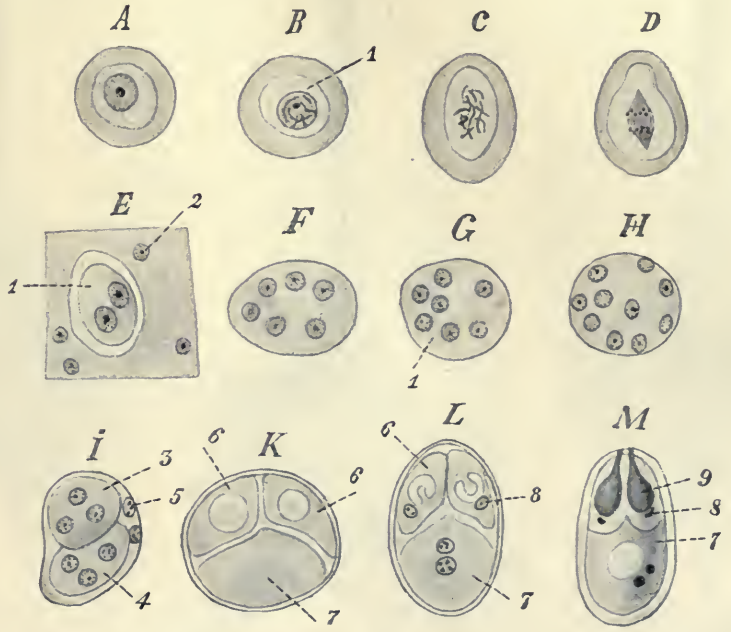



Fig. 236 A—M. Sporenentwicklung bei Myxoboliden. A—D, F—I und L—M von Myxobolus ellipsoides, E und K von Myxobolus Pfeifferi. A Ein einzelner Pansporoblast. B—D Kernteilung durch Mitose in einem solchen. E—H Kernvermehrung in Pansporoblasten. I Bildung von zwei Sporoblasten mit je drei Kernen. Ausstoßung von zwei Kernen. K—M Umwandlung eines einzelnen Sporoblasten zur Spore. *1* Pansporoblast. *2* Kerne im umgebenden Plasma des Muttertiers. *3*, *4* die durch Teilung aus dem Pansporoblasten hervorgehenden Sporoblasten. *5* Restkerne. *6* Bildungszellen der Polkapseln. *7* Amöboidkeime der Spore. *8* Kerne der Bildungszellen der Polkapseln. *9* Polkapseln. Es sind nicht alle Kerne in den Figuren eingetragen. Natürliche Größe der Spore: 12—14 μ Länge, 9—11 μ Breite. (Nach Thélohan aus Lang.)

Ganz Entsprechendes läßt sich bei vielen Sporozoen und anderen Plasmodromen beobachten, wenn auch entsprechend der einfacheren Organisation die Vorgänge meist nicht so in die Augen fallen.

Aehnliche Entwicklungsvorgänge kommen im Leben zahlreicher Protozoen vor, vielfach jedoch ohne Kombination mit Wachstumsvorgängen. Das vorhandene Körpermaterial erfährt gewisse Umwandlungen, welche als Formdifferenzierungen in die Erscheinung treten. Wir finden solche Vorgänge:

1) bei der multiplen Teilung, und zwar bei der Bildung von agamen Schwärmern, von Sporen und von Gameten. Ein Protozoen-

körper kann in bestimmten Stadien des Lebens durch Kernteilungsvorgänge in eine größere Zahl von Protoplasmaklümpchen mit je einem Kern zerfallen. Aus jedem solchen Klümpchen differenziert sich dann ein Gebilde von spezifischer Eigenform. So entstehen bei Coccidien die zur Neuinfektion von Zellen des gleichen Wirts bestimmten Agameten (vgl. Fig. 208 A—C, S. 199); bei vielen Flagellaten zerfällt der Körper innerhalb der Membran in zahlreiche junge

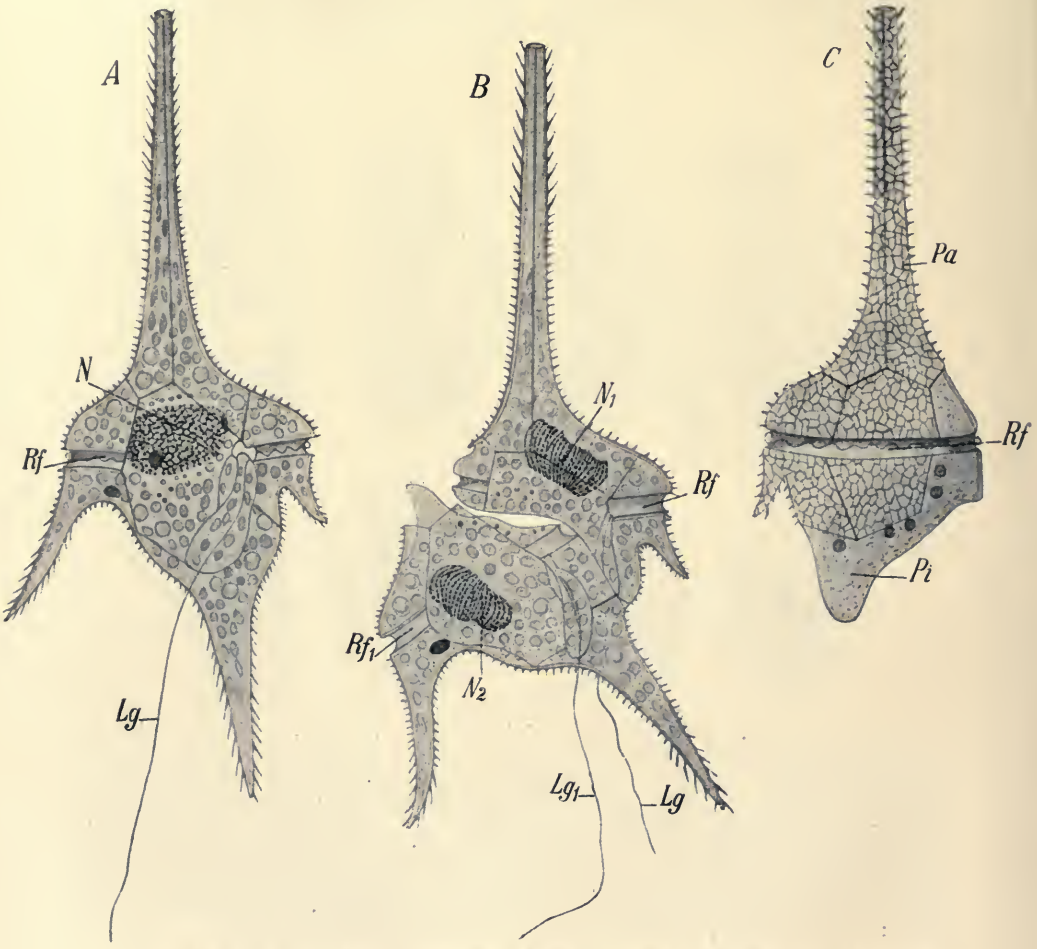



Fig. 237 A—C. Ceratium hirundinella. A und B Optische Durchschnitte. A Ruhendes Tier. *N* Kern. *Rf* Ringfurche. *Lg* Längsgeißel. B Mittleres Teilungsstadium. $N_1$ $N_2$ Kerne der beiden Tochtertiere. *Rf* $Rf_1$ Ringfurchen. *Lg* $Lg_1$ Längsgeißeln derselben. C Vorderes Tochtertier kurz nach der Abtrennung. Oberflächenbild. *Pa* alte Panzerplatten, welche das Tochtertier mitbekam. *Pi* nackter Teil, welcher auswächst und neue Panzerplatten erhält. (Nach Lauterborn.)

Tiere, welche jedes eine neue Membran etc. bilden, um dann die alte Hülle, welche tot und leer zurückbleibt, zu verlassen. Aehnlich kompliziert sind die Differenzierungen, welche die Gametenbildung bei den verschiedenen Protozoengruppen begleiten, und welche be-

sonders den speziellen Bewegungsapparat betreffen (vgl. Fig. 234). Noch viel weitergehend sind die Differenzierungen bei der Bildung von Sporen. Bei Sporozoen „entwickelt" das Protoplasma Hüllbildungen und Hilfsapparate, welche oft sehr kompliziert gebaut sind, und welche insofern eine zukünftige Bedeutung haben, als sie nicht so sehr für das Sporenprotoplasma selbst als für die spätere Fortsetzung der Entwicklung zweckmäßig sind. Als Beispiele führe ich die allmähliche Entwicklung der Sporen einer Coccidie und eines Myxosporidiums an. Bei den Coccidien umgibt sich das Protoplasma des Sporoblasten mit einer oder mehreren Hüllen. Der Sporoblast selbst teilt sich in eine Anzahl von Keimen, in denen Reservestoffe abgelagert sind, die Hülle erhält mannigfache Form und Skulptur der Oberfläche und ist entweder durch ihre Zusammensetzung

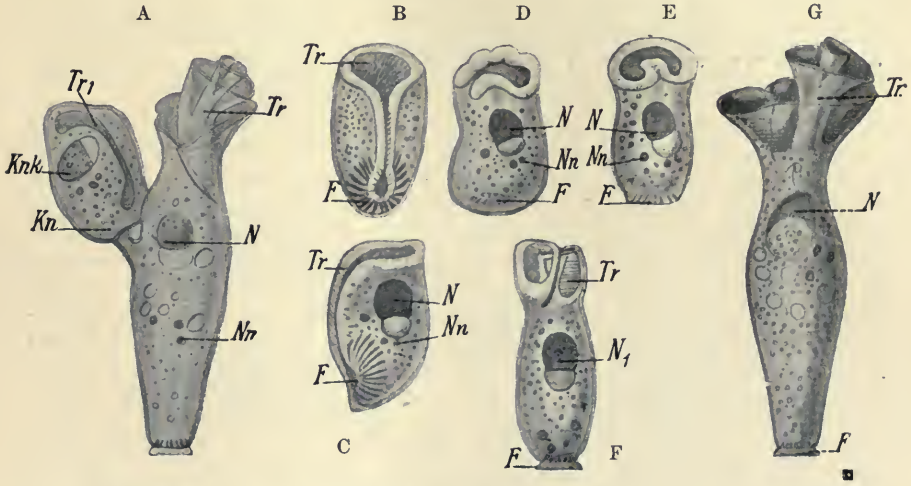



Fig. 238 A—G. Entwicklungsgeschichte der Knospe von Spirochona gemmipara (vgl. dazu auch Fig. 149, S. 154). A Knospe am Muttertier kurz vor der Ablösung. *Tr* Trichter des Muttertiers, $Tr_1$ des Tochtertiers (*Kn*). *N* Kern des Muttertiers, *Knk* des Tochtertiers. *Nn* Nebenkerne des Muttertiers. B Knospe unmittelbar nach der Loslösung, von vorn gesehen, C dieselbe von der Seite. D—F Wachstum und Entwicklung der festgesetzten Knospe. G Das ausgewachsene Tier. *Tr* Trichteranlage. *F* Anlage der Fußscheibe. *N* Kern. *Nn* Nebenkern. (Nach R. Hertwig.)

aus Schalenhälften oder durch präformierte Oeffnungen für die Entleerung der Keime vorbereitet (Fig. 235 H).

Die hier genannten Vermehrungsvorgänge haben alle das gemeinsam, daß sich aus einem Individuum Nachkommen entwickeln, welche von dem Mutterindividuum in Form und eventuell auch Schicksalen mehr oder minder stark abweichen. Sie können durch Wachstum und Entwicklung dem Mutterindividuum ähnlich werden oder müssen erst eine weitere Vermehrung durchmachen, ehe sie das dem Muttertier ähnliche Stadium erreichen.

Bei den Myxosporidien entwickeln sich die Sporen als geradezu vielzellige Gebilde, indem der Sporoblast in mehrere kernhaltige Protoplasmaklümpchen zerfällt, von denen einer den Keim darstellt, während die anderen die Schalen und die Polkapseln bilden (Fig. 236). Einzelheiten über diese Vorgänge finden sich im speziellen Teil.

2) finden Entwicklungsvorgänge bei der gewöhnlichen agamen Zweiteilung statt. Sie erinnern in ihrem Verlauf durchaus an Regenerationserscheinungen, wie weiter unten noch zu erörtern sein wird, und laufen darauf hinaus, daß bei jeder Teilhälfte eines Protozoons der fehlende Teil ersetzt wird. Sie sind um so auffallender, je komplizierter der Bau des sich teilenden Protozoons ist und je langsamer die Ergänzungsvorgänge ablaufen. Sie finden natürlich bei jeder Teilung einer Amöbe oder eines Heliozoons statt, sind aber bei solchen nicht so auffällig (weil mehr quantitativ als qualitativ), wie bei Formen mit konstanter Eigenform und mit starren Skelettelementen, z. B. Infusorien, Dinoflagellaten, Radiolarien und Thekamöben.

Bei Flagellaten werden oft von der einen Teilhälfte Geißeln, Stigmata, Pyrenoide etc. neugebildet, von den Geißeln vielfach nur die Hälfte der beim Muttertier vorhandenen Anzahl symmetrisch neugebildet; bei Chlamydomonadinen jedoch bilden alle Sprößlinge ihre Geißeln neu, während die Geißeln des Muttertiers noch weiterschlagen, längst nachdem sie von den neuentstandenen Körpern der Sprößlinge abgetrennt sind (vgl. Chlorogonium, S. 196, Fig. 204 G, H).

Bei dem Ciliaten Coleps hirtus sieht man bei der Teilung eine vollkommene Zerlegung des aus einzelnen Platten bestehenden Panzers in eine vordere und eine hintere Hälfte erfolgen. Das vordere Tochtertier muß nun die hintere Panzerhälfte, dazu die sonstigen Strukturen der hinteren Körperhälfte, Cilien, Anus, die analen Stachelfortsätze usw. neu bilden, während die hintere Hälfte, indem sie eine neue Vorderhälfte erzeugt, außer dem Panzer und den Cilien den ganzen Mundapparat neu bilden muß. Dabei ist im Moment der Durchschnürung an beiden Tochtertieren der Ergänzungsvorgang erst eingeleitet, und ganz allmählich sieht man auf dem anfänglich nackten Protoplasma die Panzerstücke sich „entwickeln“ (Fig. 142, S. 148).

Fast noch auffallender sind die Ergänzungsvorgänge bei den kompliziert gebauten hypotrichen Ciliaten, z. B. bei Euplotes harpa (Fig. 141, S. 147), bei welcher nicht nur eine neue Mundöffnung mit adoraler Spirale, sondern auch die mannigfachsten Cilien, Cirren und Membranellen neugebildet werden müssen. Der Entwicklungsvorgang ist insofern sehr bemerkenswert, als nicht nur die neugebildeten Teile in den für die Species charakteristischen Größenverhältnissen zum Ganzen angelegt werden, sondern auch die stehen gebliebenen Teile eine Einschmelzung und Neuaufbau in den richtigen Dimensionen erfahren.

Aehnliche Rekonstruktionen, über deren Verlauf wir aber noch sehr wenig unterrichtet sind, kommen auch bei den Radiolarien und ihren komplizierten Kieselskeletten vor. Bei den Flagellaten und anderen Formen mit Längsteilung muß das Tochtertier seine rechte oder linke Hälfte regenerieren, was besonders leicht bei Formen mit Panzerung zu erkennen ist, vgl. z. B. Ceratium hirundinella, Fig. 237.

Sehr eigenartig gestaltet sich der Entwicklungsvorgang bei der Zweiteilung der Süßwasserthekamöben, indem er nicht so langsam wie bei den meisten anderen größeren Protozoen vor sich geht, sondern indem er gleichzeitig mit einem plötzlichen Wachstum in sinnfälliger Weise rasch abläuft. Bei Euglypha alveolata z. B. erfolgt ein bruchsackartiges Hervorströmen von Protoplasma aus der Schalenöffnung, wobei sich gleichzeitig um das auf diese Weise entstehende Tochterindividuum eine neue Schale bildet. Der Körper des neuen

Tiers und seine Schale verdanken ihre rasche Entstehung den im Muttertier aufgespeicherten Reservematerialien: letztere den Reserveschalenplättchen, ersterer den organischen Reservestoffen, welche unter Flüssigkeitsaufnahme das mächtige Protoplasmawachstum ermöglichen (vgl. Fig. 144, S. 150).

Sehr wichtig für die Auffassung der Protozoenentwicklung sind ferner die Ergänzungsvorgänge, welche bei knospenden Formen an den Tochtertieren vor sich gehen. Zwar sind bei Formen, wie den Infusorien Spirochona (Fig. 238) und Kentrochona, alle wichtigen Organe in der Anlage schon vorhanden, wenn die Knospe vom Muttertier abschwärmt. Sie sind aber meistens nicht durch Teilung der

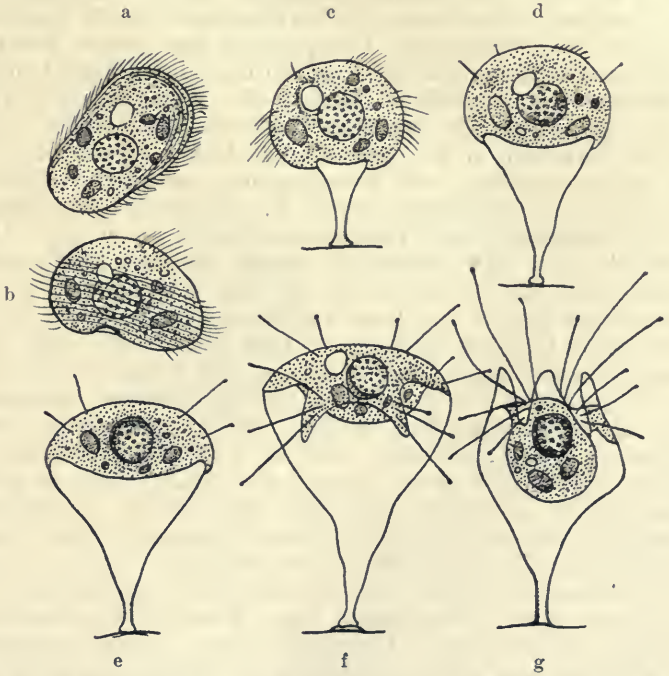



Fig. 239. „Metamorphose" von Metacineta mystacina (Ehrbg.). a und b Embryonen, bewimperte Schwärmer vom Rücken und der Seite. c ein solcher 1 Minute nach der Festsetzung. d 2, e 3, f 5, g 10 Minuten nach der Festsetzung: Entwicklung von Stiel, Haftscheibe, Tentakeln, Hülle und Rückbildung der Wimpern. Vergr. 600. (Nach Collin.)

betreffenden Organe des Muttertiers entstanden, sondern sie haben sich fern von denselben „herausdifferenziert" und machen erst nach der Ablösung und der nach dem Umherschwärmen erfolgenden Festsetzung die Veränderungen durch, welche das Tochtertier dem Muttertier ähnlich machen: die Entwicklung des Trichterkragens, der Haftscheibe resp. des Stiels etc.

Noch bedeutender sind die Veränderungen, welche die „Embryonen" der Suktorien im Verlauf ihrer Entwicklung erfahren. Sie lösen sich als bewimperte Schwärmer vom Mutterindividuum ab, schwimmen eine Zeitlang mit Hilfe ihrer Wimperkränze frei herum, um dann sich festzusetzen. Hierauf erst gelangen die Saugröhren,

Tentakel und die vielfach kompliziert gebauten Anheftungs- und Stielbildungen zur Entwicklung, während die Bewimperung verloren geht (vgl. Fig. 239 und Fig. 255, S. 254).

3) sind Entwicklungsvorgänge, welche in diesem Zusammenhang betrachtet werden müssen, die Vorgänge der Entdifferenzierung und Neudifferenzierung bei der Encystierung vieler Protozoen, sowie die Umdifferenzierungen bei der Konjugation der Ciliaten. Die meisten Protozoen verlieren bei der Cystenbildung die Hautskulpturen, ihre Bewegungsorganellen etc. Dieselben werden entweder eingeschmolzen oder abgeworfen. Beim Verlassen der Cyste entstehen die verschiedenen Gebilde von neuem, indem sie sich in ganz ähnlicher Weise entwickeln, wie bei Vermehrungsvorgängen. Bei der Konjugation der Infusorien werden vielfach die der Verschmelzungsstelle benachbarten Organellen, z. B. Peristomteile, Cytopharynx und dessen Bewaffnung etc. resorbiert, um nach beendeter Konjugation wieder neu zu entstehen.

4) müssen wir schließlich hierher die biologischen Formänderungen rechnen, welche bei manchen Protozoen vorkommen. Gewisse Rhizopoden vermögen z. B. ohne für uns bisher erkennbare Ursache aus dem heliozoenartigen mit Pseudopodien beweglichen Zustand in den Flagellatenzustand überzugehen (z. B. Ciliophrys infusionum), und ähnlich die Schwärmer der Myxomyceten, welche in wenigen Minuten aus Myxamöben zu Myxoflagellaten werden können, und umgekehrt. Vergleichbar sind die Erscheinungen bei den Hämosporidien, wo aus der abgerundeten Zygote im Darm des blutsaugenden Wirts der wurmartig bewegliche Ookinet entsteht. — Und ferner sind hier die Beobachtungen anzuschließen, welche zeigen, daß Trypanosomen aus dem Blut von Wirbeltieren bei der Kultur in Nährlösungen wichtige Aenderungen im morphologischen Aufbau und in der Größe erfahren. Sie können sich z. B. abkugeln und in geißellosem Zustand durch Teilung vermehren. Aus diesen abgekugelten Stadien können wiederum begeißelte, lebhaft bewegliche Individuen hervorgehen. Entsprechende Erscheinungen sind an den sog. Palmellastadien der chromotophorenbesitzenden Mastigophoren zu beobachten.

Als auslösendes Moment für die Geißelbildung kommt bei derartigen Formen die Verflüssigung resp. Konzentrationsherabsetzung des Mediums in Betracht. Umgekehrt gehen beim Uebergang in festeres Medium oder auf ein Substrat die Geißeln verloren. So ist z. B. Vahlkampfia bistadialis Puschk. auf Nährboden in Bakterienkultur gezüchtet im Amöbenstadium; bei der Uebertragung in flüssiges Medium bildet jedes Individuum Geißeln und wird zeitweilig zum freischwimmenden Flagellat.

---

Alle diese besprochenen Entwicklungsvorgänge haben das Gemeinsame, daß Formveränderungen durch chemische Veränderung und durch Verlagerung der Substanzen eines einheitlichen Zellindividuums vor sich gehen. Sie unterscheiden sich dadurch wesentlich von denjenigen Vorgängen der Metazoenembryologie, welche in der beschreibenden Entwicklungsgeschichte eine Hauptrolle spielen, und welche in der Vermehrung und spezifischen Verlagerung von Zellen bestehen. Sie finden aber ihr Analogon in der Differenzierung der embryonalen Zellen, in dem Aufbau der Gewebe, welche Erscheinungen ebenfalls charakterisiert sind durch Abscheidung bestimmter

Teile aus der Substanz der Zellen, durch Neugestaltung der Zellen und in manchen Fällen auch durch Umschmelzungen und Neudifferenzierungen.

Aber auch die ontogenetische Zellvermehrung vermissen wir bei vergleichender Betrachtung der Protozoenentwicklung nicht. Am klarsten erkennen wir sie bei jenen Ausläufern des Protozoenstammes, welche den Uebergang zu vielzelligen Organismen vermitteln. Schon bei den gewöhnlichen Koloniebildungen der Protozoen fordern die agamen Teilungen, welche aus einem Individuum ein Individuum höherer Ordnung in Form einer Kolonie entstehen lassen, zum Vergleich mit den ontogenetischen Zellteilungen der Metazoen heraus. Das ist noch mehr hervorzuheben bei jenen Formen, bei denen die Kolonie eine individuell geschlossene Form mit Arbeitsteilung der an ihrem Aufbau beteiligten Individuen darstellt, also bei den Volvociden. Schon bei Gonium (Fig. 240), Stephanosphaera (Fig. 244, S. 245), Pandorina (Fig. 209, S. 200) erinnert die Entwicklung eines kolonialen

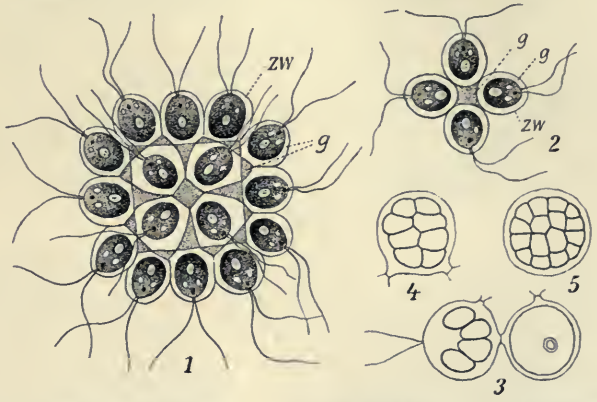



Fig. 240. 1 Gonium pectorale. 2 Gonium sociale. 3—5 Furchungsstadien von G. pectorale. *G* Gallerte. *Zw* Zellwand. (Nach Migula aus Oltmanns.)

Individuums, eines Zellstockes aus einer Einzelzelle an die Furchung eines Metazoeneies. In noch höherem Maß ist dies der Fall bei Formen wie Platydorina (Fig. 276, S. 269), bei welcher eine morphologische Verschiedenheit der Zellen des Stockes vorliegt, oder Volvox (Fig. 241), bei welchem eine Differenzierung in vegetative und generative Zellen erfolgt ist, alles Verschiedenheiten, die sich im Lauf der Entwicklung herausbilden müssen.

Aber auch bei den Sporozoen finden wir schon Fälle, in denen die Entwicklungsgeschichte nicht immer den rein protozoenmäßigen Charakter beibehält. So stellt die Entwicklung der Sporen bei den Myxosporidien und Actinomyxiden, bei denen eine ganze Anzahl von Zellen sich als Schutz- und Hilfsapparate des Keims mit diesem vereinigen, einen Schritt zu höherer Komplikation dar. Ganz ähnliche Besonderheiten finden sich bei der Sporenbildung der Schizogregarinen.

Auch bei den Myxomyceten und der Mehrzahl der Eugregarinen finden wir in den Sporangien eigenartige Gebilde mit Einrichtungen zum Ausschleudern der Sporen, welche infolge ihres komplizierten Baues und ihrer Entwicklungsgeschichte eine eigenartige Stellung

einnehmen. Bei den Gregarinen speziell werden die Sporangien von den Gametenmutterzellen gebildet, indem an den Perforationsstellen der Cyste Apparate zur Entleerung der Sporen in Form von Schläuchen (Sporoducte) sich zuerst in ihrem Plasma anlegen, um später nach außen vorgestülpt zu werden (Fig. 242). — Vergleichbar diesen Sporangien der Gregarinen sind die oft viel komplizierteren, von dem Capillitium als Ausschleuderungsmechanismus durchsetzten Sporangien der Myxomyceten.

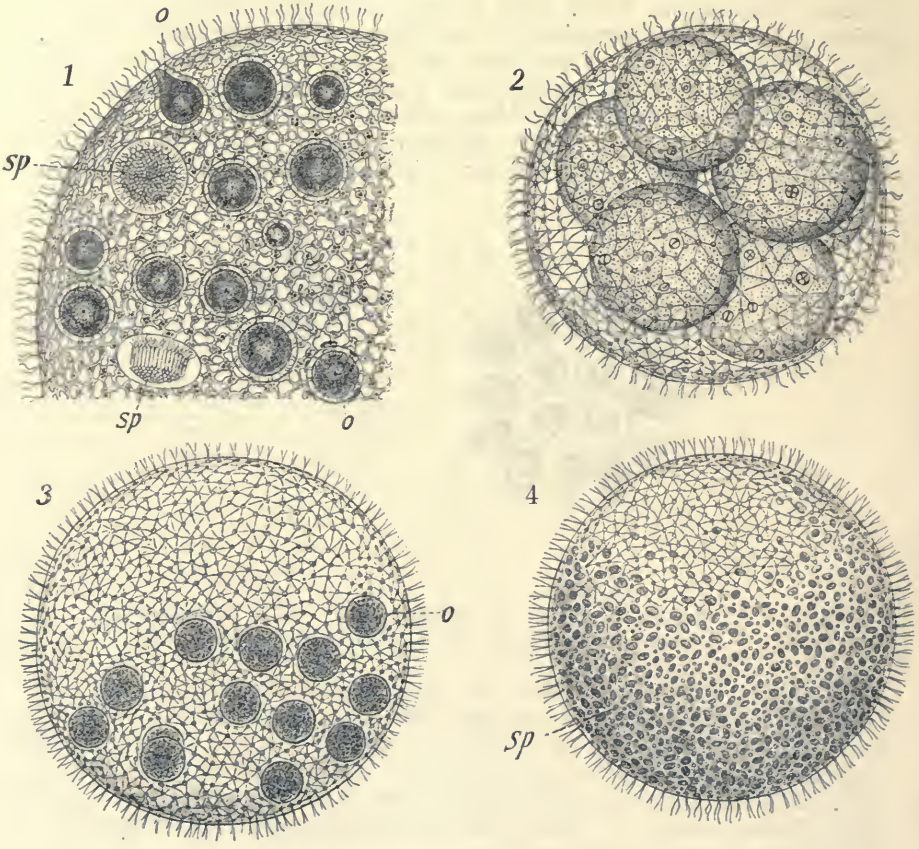



Fig. 241. 1 Volvox globator (nach Cohn). Geschlechtlicher Stock mit Makrogameten *(o)* und Paketen von Mikrogameten *(sp)*. 2—4 Volvox aureus (nach Klein). 2 Agamer Stock mit jungen Tochterstöcken im Innern des Kugelhohlraums. 3 Geschlechtlicher (weiblicher) Stock mit Makrogameten *(o)*. 4 Männlicher Stock mit Mikrogametenbündeln *(sp)*. (Aus Oltmanns.)

Der oben (S. 238) für die koloniebildenden Protozoen durchgeführte Vergleich der agamen Teilungen mit den embryonalen Zellteilungen kann aber auf alle Protozoen ausgedehnt werden. Bei manchen Formen sehen wir aus den Teilungen stets gleichartige Individuen hervorgehen; wir sehen nur die Folge der Teilungen manchmal durch Befruchtungserscheinungen und Ruhestadien unterbrochen (Infusorien, Actinosphaerium). Bei anderen Protozoen gehen aus

einem Muttertier sehr heterogene Nachkommen hervor, welche selbst wieder nach neuen Teilungen den Muttertieren ähnliche Formen erzeugen können (z. B. Coccidien, Hämosporidien). Verfolgen wir jedoch die Schicksale eines Protozoenindividuums und seiner Nachkommen, so stellen wir fest, daß — so verschieden voneinander die einzelnen Stadien, welche bei den Fortpflanzungsvorgängen entstehen, auch sein mögen — sie doch stets in gesetzmäßiger Folge zur Entstehung der Formen, von denen wir ausgingen, zurückführen. Die verschiedenen Stadien eines Protozoons schließen sich zu einem „Zeugungskreis“ aneinander, wie uns vor allen Dingen durch die Untersuchungen Schaudinns klar geworden ist.

Als Beispiel diene uns der Zeugungskreis von Trichosphaerium Sieboldi nach Schaudinn. Bei diesen vielkernigen foraminiferenähnlichen Rhizopoden sind die gewöhnlichen agamen Individuen mit einer aus zahlreichen stäbchenartigen Bildungen aus kohlensaurem Magnesium bestehenden Hülle umgeben (Fig. 243 I). Sie teilen sich entweder durch Plasmotomie, indem sie in vielkernige Stücke zerfallen, oder durch multiple Teilung, indem ebenso viele kleine Rhizopoden, wie Kerne im Muttertier vorhanden waren, aus der leer zurückbleibenden Hülle ausschwärmen. Diese Individuen wachsen heran, entwickeln sich dabei insofern anders als ihre Muttertiere, als sie keine Stäbchenhülle bilden. Auch gehen aus ihrer multiplen Teilung kleine geißeltragende Individuen hervor, die Gameten, welche zu je zweien kopulieren. Aus der Zygote entwickelt sich wieder ein Individuum mit Stäbchenhülle. Damit ist also der Zeugungskreis geschlossen. Wir haben hier einen Zeugungskreis mit sehr klar erkennbarem Generationswechsel vor uns, wobei die eine Generation sich rein ungeschlechtlich vermehrt, während die andere bei der Teilung Gameten produziert, deren weitere Entwicklung die Befruchtung voraussetzt. Beide Generationen sind ferner hier durch ihre Morphologie deutlich zu unterscheiden.

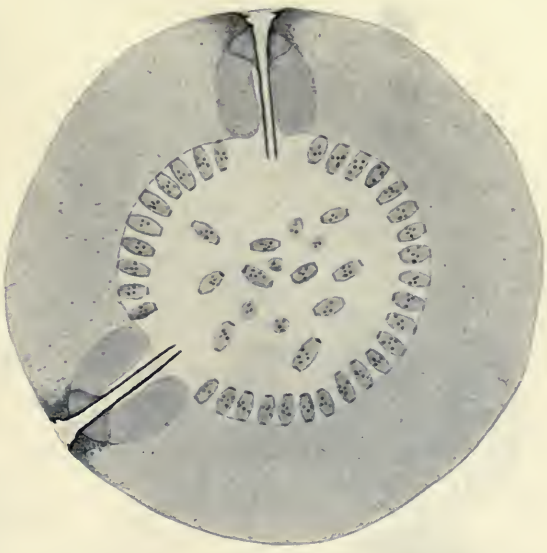


Fig. 242. Schema der Sporoduktenbildung und der Anordnung der Sporen in der Cyste bei Clepsidrina ovata. Vergr. 336. (Nach Schnitzler.)

Wie man sieht, spricht man in diesem Fall von Generationswechsel, indem man die Teilungen, welche zur Bildung von zahlreichen ungeschlechtlichen Individuen in einem Fall, zur Bildung von zahlreichen Gameten im anderen Fall führen, mit den zahlreichen Zellteilungen vergleicht, welche beim Generationswechsel der Metazoen ein einzelnes

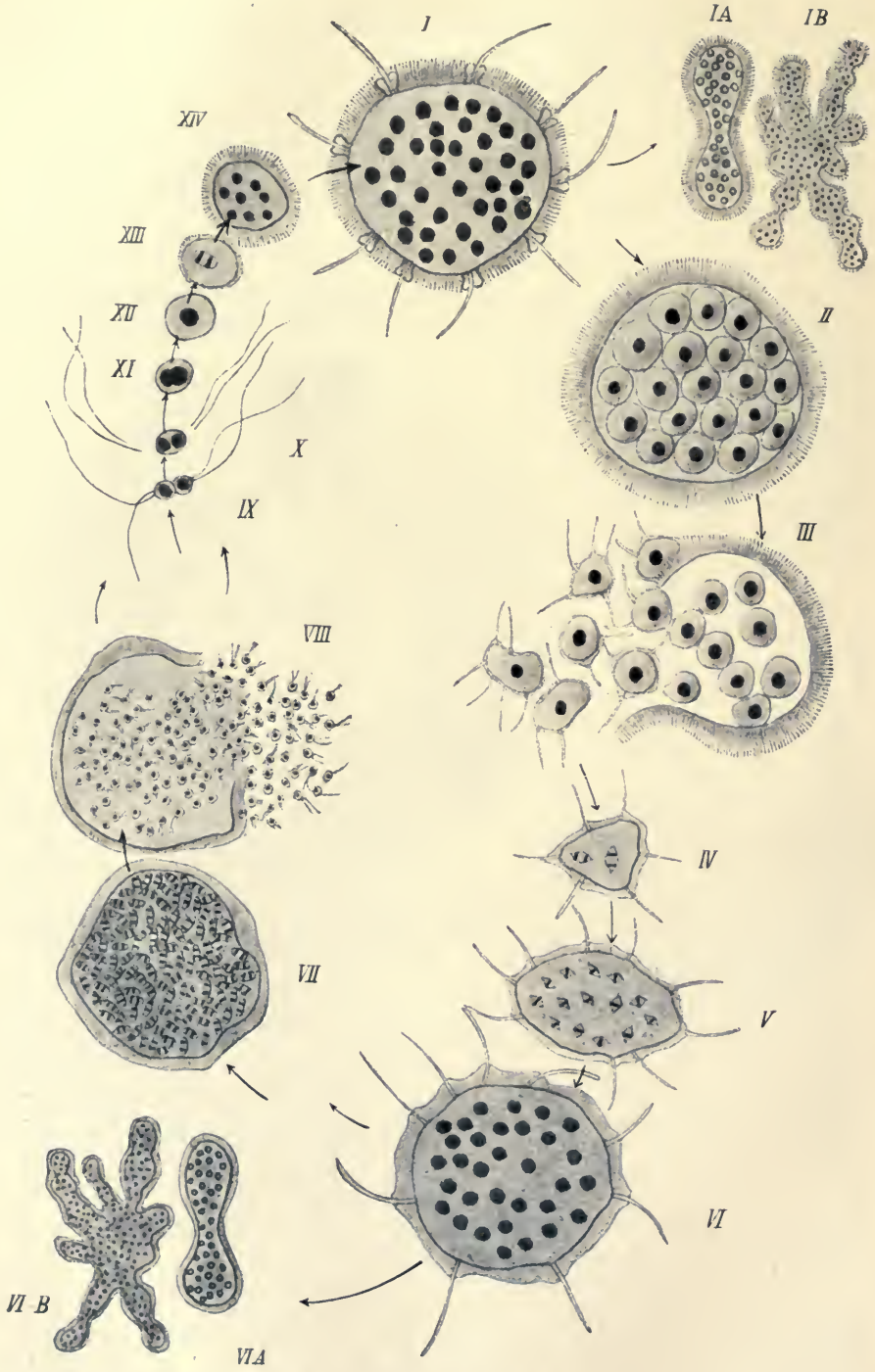



Fig. 243. (Figurenerklärung s. S. 243.)

ungeschlechtliches und ein einzelnes geschlechtliches Individuum hervorbringen. Diese Ausdrucksweise ist als deskriptive Abkürzung durchaus zulässig. Bei der Uebertragung auf andere Protozoen stellt sich die Bezeichnung des abwechselnden Auftretens von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Individuen als Generationswechsel als ungeeignet heraus, indem sie zu falschen Vorstellungen Anlaß gibt.

Bei den Foraminiferen und bei den Sporozoen jedoch tritt dieser, durch zweierlei Vermehrungsweisen gekennzeichnete „Generationswechsel" so klar zutage, daß er nicht übersehen werden kann. Es lag infolgedessen nahe — bei Berücksichtigung analoger Vorgänge bei pflanzlichen Organismen — an eine tiefere Bedeutung und weitere Verbreitung solcher Erscheinungen zu denken. Möglicherweise sind aber die Tatsachen so zu deuten, daß bei den schalentragenden Foraminiferen und bei den parasitischen Sporozoen, infolge der biologischen Besonderheiten, die allgemein verbreitete Erscheinung der Gametenbildung besondere Modifikationen erfahren hat.

Die besonderen Lebensbedingungen dieser Formen haben dazu geführt, daß starke Differenzen bei den Individuen, welche aus den „progamen" (der Kopulation vorangehenden) und den „metagamen" (der Kopulation nachfolgenden) Teilungen hervorgehen, sich finden. Dadurch ist der ausgeprägte „Generationswechsel" entstanden.

Wir sind daher nicht genötigt, anzunehmen, daß Generationswechsel im üblichen Sinne des Wortes bei allen Protozoen (oder gar bei allen Organismen) vorkommt. Eine solche Auffassung würde zu einer künstlichen Zusammenfassung verschiedenwertiger Erscheinungen führen.

## VII. Terminologie der Protozoenentwicklung.

Die verschiedenen Auffassungen der Autoren vom Wesen der Protozoenentwicklung und von ihren einzelnen Abschnitten haben ein reichhaltiges Lexikon der Terminologie zur Folge gehabt. Indem die einzelnen Forscher Bezeichnungen für die einzelnen Stadien und Vorgänge wählten, welche jeweils dem von ihnen untersuchten Objekt am besten entsprachen, entstand eine den Ueberblick erschwerende statt erleichternde Fülle von Bezeichnungen. Durch die Bemühungen von Schaudinn, Lühe, Lang, Grassi, Hartmann u. a. ist allmählich ein einheitliches System in die Terminologie gekommen, so daß man sich auf eine für sämtliche Organismen geeignete Bezeichnungsweise der Fortpflanzungserscheinungen einigen kann. Ich schließe mich in diesem Buch im wesentlichen der Terminologie von Hartmann an, weil sie auf alle Organismen anwendbar ist und keine theoretische Bindung enthält, indem ich sie nur in einigen Punkten etwas vereinfache. Doch scheint es mir nützlich, um dem Anfänger das Einarbeiten in die Literatur zu erleichtern, eine ver-

Fig. 243. Schema des Zeugungskreises von Trichosphaerium Sieboldi Schn. I ausgebildetes agames Individuum. IA u. IB plasmotomische einfache und multiple Teilung eines solchen. II multiple agame Teilung (Agamogonie). III Auswanderung der einkernigen Nachkommen (Agameten). IV—VI deren Heranwachsen und Kernvermehrung (Entwicklung des Agameten zum Gamonten). VIA u. VIB entsprechen IA u. IB, plasmotomische einfache und multiple Teilung derselben. VII lebhafte Kernvermehrung, führt zur Bildung (Gamogonie) der in VIII ausschwärmenden Gameten (Isogameten). IX—XI deren Kopulation. XII Zygote. XIII—XIV Heranwachsen und Kernvermehrung im jungen Individuum (Agamont). (Nach Schaudinn aus Lang.)

gleichende Tabelle der in den wichtigsten Schriften allgemeinen Inhalts zur Anwendung gebrachten Terminologie zu geben (im Anschluß an Hartmann).

| Schaudinn (1899, 1900) Lühe (1900) | Lang (1901) | Grassi (1902) | Hartmann (1903) (Auffassung I) | Meine Modifikationen der letzteren |
|---|---|---|---|---|
| Schizont | Monont | Monont | Agamont (agames Individuum) | das „Coccidium" die „Gregarine" etc. |
| Schizogonie | Monogonie | Monogonie | Agamogonie | |
| Merozoit | Gymnospore (monogonisch) | Sporozoit (monogonisch) | Agamet | |
| | Gametogene Monontengeneration | | Geschlechtliche Individuen (= Gamonten) | |
| | | | Gamogonie | progame Teilungen der Gamonten |
| Makrogamet | Makrogamet (Oogonium) | Makrospore | Makrogamet | |
| Mikrogametocyt | Antheridium | Antheridium | Mikrogametocyt | |
| Mikrogamet | Mikrogamet | Mikrospore | Mikrogamet | |
| Kopula, Sporont (Oocyste) | Cystozygote Amphiont | Amphiont | Zygote | |
| Sporogonie | Amphigonie | Amphigonie | Metagame Teilungen | (der Zygote) |
| Sporozoit | Gymnospore (amphigonisch) | Sporozoit (amphigonisch) | Sporozoit | |
| Schizont | Monont | Monont | Agamont | |

Die Hartmannsche Terminologie geht im Anschluß an Schaudinn von der Betrachtung der Entwicklungsgeschichte als Zeugungskreis aus. Dies hat für die generelle Darstellung den Nachteil, daß „vor lauter Stadien das Tier selbst verschwindet". Es kommt dabei nicht zum Ausdruck, daß fast bei allen Protozoen ein Stadium, nämlich dasjenige des vegetativen Wachstums und der agamen Vermehrung, nach Zeitdauer, Häufigkeit der Beobachtung und Wichtigkeit für die Wirkung auf die umgebende Natur eine Hauptrolle spielt. In diesem Stadium sind die meisten Protozoen zuerst beobachtet und beschrieben worden, an dies Stadium denken wir immer zunächst, wenn wir von einer Foraminifere, einem Radiolar, einer Gregarine etc. sprechen. In diesem Buch werde ich nun stets zur Bezeichnung der agamen Individuen den gewöhnlichen Gruppennamen verwenden und die Bezeichnung als Agamet nur dann heranziehen, wenn dies im Interesse der Klarheit bei speziellen Auseinandersetzungen notwendig erscheint. (Es sei an dieser Stelle erwähnt, daß in vielen neueren — vor allem englischen — Arbeiten der Agamet als Trophozoit bezeichnet wird.)

Der Nutzen einer einheitlichen Terminologie ist ersichtlich beim Vergleich der Zeugungskreise verschiedener Organismen. Sehr klar stellt sich die Anwendung bei der Volvocacee Stephanosphaera plu-

vialis dar, deren Kolonie aus 8 Agameten besteht. Durch Agamogonie entsteht aus jedem derselben eine neue Kolonie (Fig. 244 I—III), dieser Vorgang kann sich wiederholen. Gelegentlich aber tritt die Gamogonie ein (Fig. 244 IV—VI). Jede der Zellen der Kolonie wird zu einem Gamonten, welcher zahlreiche Gameten (Isogameten) aus sich hervorgehen läßt. Aus deren Kopulation entsteht eine Zygote, welche heranwächst und durch Teilung in 8 Zellen (Agamonten) einen neuen Zellstock bildet.

Auf Grund dieser Terminologie ist z. B. die Lebensgeschichte der Coccidien (Coccidium Schubergi nach Schaudinn) folgendermaßen zu beschreiben (Fig. 245): Ein junges Coccidium wandert in eine Wirtszelle ein (I und II), wächst dort heran (III und IV)[1] und vermehrt sich durch multiple Teilung (V—VII), die Nachkommen infizieren neue Zellen (VIII—X). Nachdem sich dieser Vorgang mehrmals wiederholt hat (nach mehreren agamen Generationen), treten junge Individuen auf (Gamonten), welche beim Heranwachsen zweierlei verschiedene Wege einschlagen (XI und XII). Die einen (XII a—XII e) liefern die Mikrogameten, wir nennen sie die Mikrogametocyten, die anderen (XI a—XI c) liefern die Makrogameten, wir nennen sie die Makrogametocyten. Nachdem je zwei Gameten kopuliert (XIII—XIV) haben und die Karyogamie (XIV) eingetreten ist, umgibt sich die Zygote (XV) mit einer Hülle (Cyste). Innerhalb derselben erfolgen Teilungen, welche zur Bildung von jungen Coccidien führen, von denen in diesem Falle je zwei in eine besondere

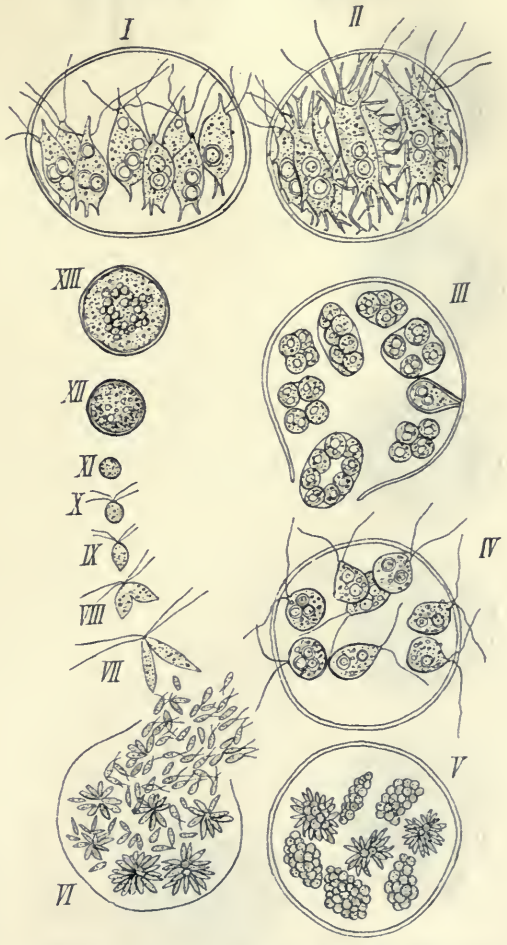



Fig. 244 I—XIII. Zeugungskreis von Stephanosphaera pluvialis Cohn. I—III Agamogonie. IV—VI Gamogonie. VII—XI Kopulation. XI—XIII Wachstum der Zygote. (Im Anschluß an Hartmann nach Hieronymus.)

1) Da es durch ungeschlechtliche Vermehrung zur Bildung von Agameten führt, kann man es zum Unterschied von den Gamonten in diesem Stadium auch Agamont nennen.

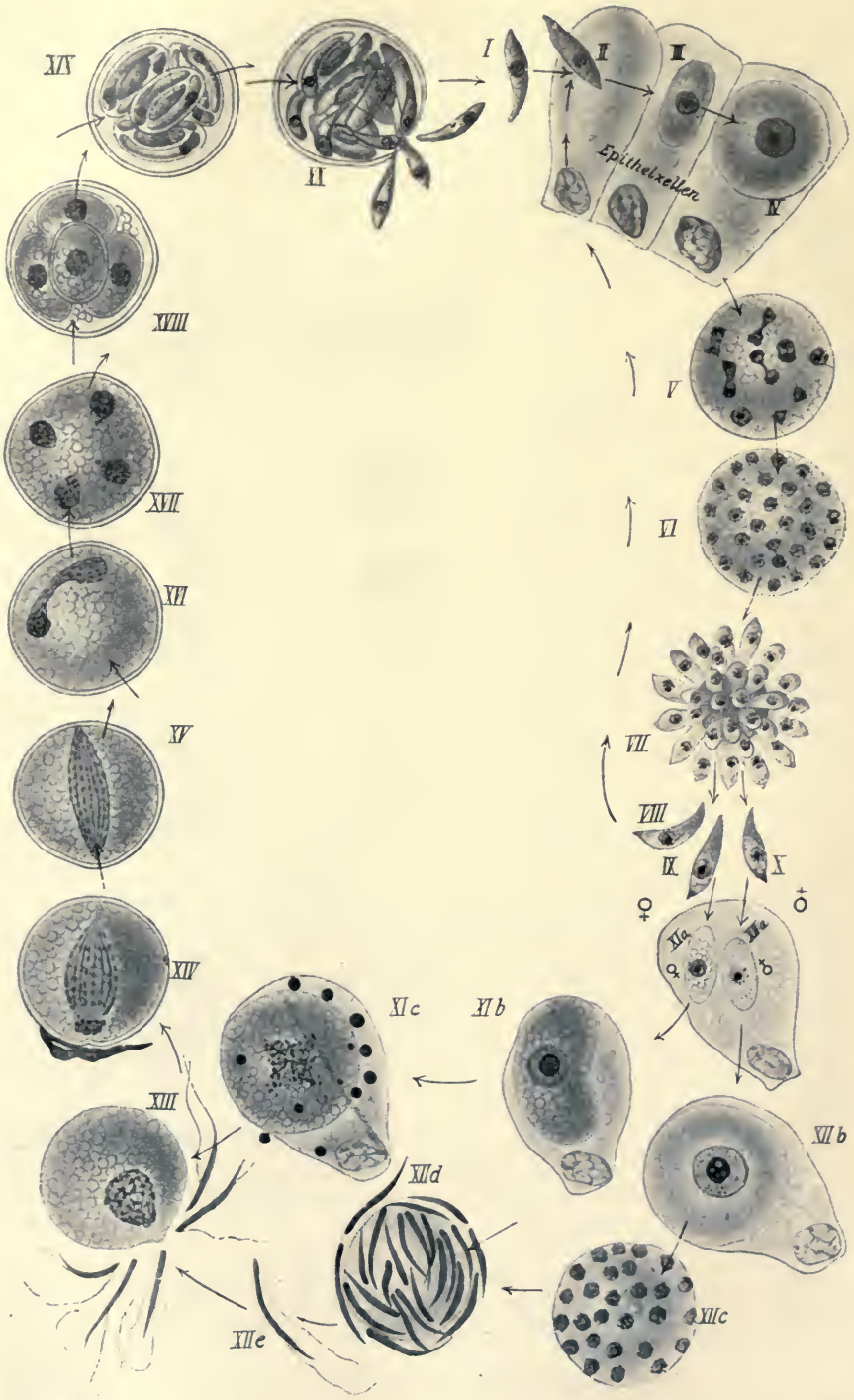



Fig. 245. Entwicklungskreis von Coccidium Schubergi. (Aus Lang nach Schaudinn.)

Sporenhülle eingeschlossen sind. [Der Inhalt der Zygote zerfällt zunächst in 4 Sporenmutterzellen (XVI—XVIII), deren jede sich in zwei junge Coccidien (Agameten) teilt (XIX—XX), nachdem sie sich mit einer festen Sporenhülle umgeben hat.]

Diese Terminologie kann im Spezialfall noch durch Bezeichnungen besonderer Art ergänzt werden, indem man bei Coccidien z. B. die jungen, aus den Sporen auskriechenden Agameten als Sporozoiten den Agameten der späteren Generationen gegenüberstellt usw. Ganz vermieden wird jedoch der theoretisch nicht zu haltende Begriff der geschlechtlichen Fortpflanzung resp. Vermehrung. Die Vermehrung steht bei den Protozoen nicht in direktem Zusammenhang mit dem Geschlechtsakt. Doch schließt sich in speziellen Fällen, z. B. gerade bei den Coccidien, eine besondere Art der Vermehrung als biologische Anpassung an die Befruchtung direkt an. Es empfiehlt sich dann, diese Vermehrungsweise als metagame Vermehrung den progamen Teilungen gegenüberzustellen.

---

Bei unserer Betrachtung sind wir von einem Fall ausgegangen, bei welchem aus Individuen, die nach unserem gegenwärtigen Wissen vollkommen gleichartig sind, männliche und weibliche Gameten sich entwickeln können. Nach Schaudinn, Prowazek, Hartmann u.a. kann man jedoch bei einigen Coccidien und Flagellaten (vgl. S. 222) durch alle Stadien hindurch männliche und weibliche Individuen unterscheiden.

Es fragt sich nun, ob es angezeigt ist, auch in diesen Fällen die gleiche Terminologie durchzuführen. Ich bin der Ansicht, daß dies geschehen kann. Wenn wir die oben (S. 188) gegebene Definition konsequent anwenden, indem wir als Gameten nur die zur Vereinigung in einem Befruchtungsakt bestimmten Individuen bezeichnen, so können wir, indem wir alle anderen Stadien als Agameten benennen, ohne Gefahr einer Verwirrung von männlichen und weiblichen Agameten sprechen. Genau entsprechend kennen wir ja agame Vermehrung durch Knospung bei rein männlichen und rein weiblichen Hydroidenstöcken, auch sind analoge Verhältnisse im Pflanzenreich bekannt.

## Regeneration.

Die Regenerationserscheinungen bei den Protozoen sind geeignet, uns Einblicke in das Wesen der Lebenserscheinungen und speziell der entwicklungsgeschichtlichen Formwandlungen zu verschaffen.

In Stücke zerschnittene Protozoen bleiben unter bestimmten Vorbedingungen nicht nur am Leben, sondern sie ersetzen sogar die verloren gegangenen Teile, wachsen und pflanzen sich fort, wie normale Tiere. Schon vor mehr als 25 Jahren hat man begonnen, die Regenerationserscheinungen bei den Protozoen zu studieren, und seither sind vor allem durch die Arbeiten von Balbiani[1]), Nußbaum,

1) In der älteren Literatur, z. B. bei Balbiani, sind die Experimente unter der Bezeichnung „Merotomie“ beschrieben.

Gruber, Verworn, Hofer, Lillie, Johnson, Morgan und Prowazek wichtige Ergebnisse erzielt worden, welche zeigen, daß die Regeneration im wesentlichen bei Protozoen ebenso vor sich geht, wie bei Metazoen. Erfahrungen über Regeneration sind bei allen Protozoengruppen, mit Ausnahme der Sporozoen, gewonnen worden.

Wenn man eine einkernige Amöbe in Stücke zerschneidet, so verhalten sich die verschiedenen Stücke verschieden (Fig. 246). Alle Stücke können zwar eine gewisse Zeit am Leben bleiben, auch können sie nach anfänglicher Abkugelung wieder Pseudopodien bilden und sich bewegen; ihre kontraktile Vakuole funktioniert weiter. Während aber die kernlosen Stücke nicht fressen und vor allem nicht verdauen und daher nicht wachsen, übt das kernhaltige Stück bald diese Funktionen in vollkommen normaler Weise aus. Es lebt weiter und vermag sich später fortzupflanzen, während die kernlosen Stücke nach einiger Zeit absterben. Dies ist vor allem klar erwiesen worden durch die Experimente von Hofer (an Amoeba proteus) und von Ver-

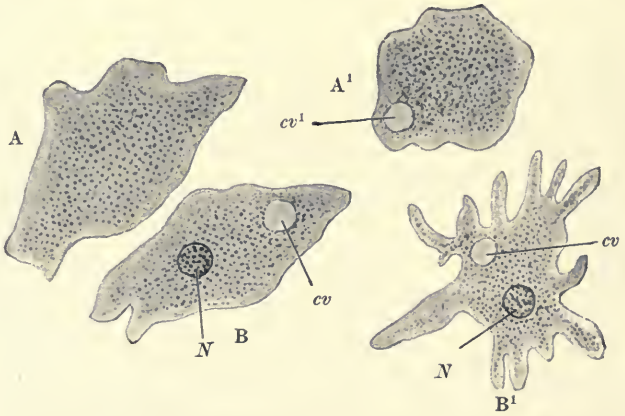



Fig. 246. Durchschneidungsversuche mit Amoeba proteus. A Kernlose, B kernhaltige Hälfte, frisch nach der Durchschneidung. $A^1$ Kernlose, $B^1$ kernhaltige Hälfte, 2 Tage später. *N* Kern. *cv* kontraktile Vakuole. $cv^1$ neugebildete kontraktile Vakuole in dem kernlosen Stück. (Nach Hofer aus Lang.)

worn (an der Foraminifere Polystomella crispa). Hofer zeigte ferner bei seinem Objekt, daß der Schleim, welcher bei der Bewegung der Amöben eine so wichtige Rolle spielt (vgl. S. 45), von den kernlosen Stücken nicht mehr erzeugt wird. Polystomellastücke ohne Kern ergänzen ihre Schale nicht, während die kernhaltigen dies tun. Aus den verschiedenen Experimenten können wir schließen, daß die lebenswichtigen chemischen Prozesse in kernlosen Stücken nach kurzer Zeit aufhören.

Uebrigens fehlt kernlosen Stücken nicht jede Fähigkeit zur Ausübung von lebenswichtigen Tätigkeiten. Ein begonnener Freßakt wird wenigstens eine Zeitlang fortgesetzt, die Verdauung und Defäkation ebenso. Pulsation der kontraktilen Vakuole findet ungestört statt. Ja Protozoen, deren Kerne durch Parasiten oder durch fettige Degeneration vollkommen zerstört sind, können oft noch lange weiter leben. Es scheinen also zu den lebenswichtigen Funktionen nur bestimmte Substanzen des Kerns, nicht dessen Gesamtstruktur notwendig

zu sein. Uebrigens ist nach den oben erwähnten Analogien mit unbelebten Flüssigkeiten (S. 117) nicht weiter verwunderlich, daß bei den kernlosen Plasmaportionen Aufnahme und Ausstoßung von Partikeln erfolgt. Sie folgen dabei nur den Gesetzen, welche für alle Flüssigkeiten gelten.

Daß der vom Plasma isolierte Kern bald abstirbt, ohne den Körper zu regenerieren, ist bei der schweren Verletzung und Störung der Lebensbedingungen nicht verwunderlich und daher nicht absolut beweisend für seine Abhängigkeit vom Plasma (vgl. die Versuche von Verworn an dem Radiolar Thalassicolla, 1891).

Eine eigentliche Regeneration ist bei der Amöbe auch bei dem kernhaltigen Stück nicht erfolgt. Aus dem vorhandenen Material ist an der Wundstelle, wo Entoplasma bloßgelegt wurde, neues Ektoplasma entstanden, oder es wurde sogar durch den Messerschnitt das Ektoplasma der Ober- und Unterseite vor der Wundöffnung zusammengepreßt und zum Verschmelzen gebracht, so daß eine offene Wunde gar nicht entstand.

Dagegen erfolgen bei den Protozoen mit konstanter Eigenform, vor allem bei den kompliziert gebauten Ciliaten, sehr bemerkenswerte Regenerationsvorgänge. Auch hier zeigt sich eine deutliche Abhängigkeit vom Kern. Einerlei ob die Stücke klein oder groß sind, wenn sie kernlos sind, so erfolgt zwar eine Verheilung der Wunden, und es zeigt sich eine Tendenz zur Wiederherstellung der Form, aber eine solche kommt nicht zum Abschluß. Die Teilstücke leben noch eine Zeitlang, ihre Bewegungsorganellen funktionieren noch; aber es werden die verloren gegangenen Organellen nicht neu gebildet. Nach einigen Tagen tritt Degeneration ein, die Stücke sterben ab.

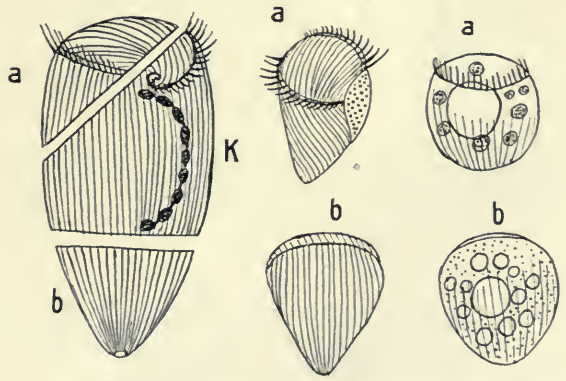



Fig. 247. Ein durch einen schrägen und einen queren Schnitt in ein größeres kernhaltiges und zwei kleinere kernlose Stücke (a und b) zerlegter Stentor. Die beiden letzteren regenerieren nicht und verfallen einer blasigen Degeneration. (Nach A. Gruber.)

Ganz anders verhalten sich die Stücke, welche Teile des Kerns (ob nur des Hauptkerns?) erhalten haben, was bei den Stentorarten mit ihrem langen, rosenkranzförmigen Kern leicht zu erzielen ist (Fig. 247—250). Solche Tiere nehmen rasch eine dem normalen Tier ähnliche Form an, verheilen schnell die Wunden und regenerieren alle beim Schnitt ihnen nicht zugefallenen Teile. Nach 24 Stunden ist das Teilstück zu einem allerdings verkleinerten Stentor geworden. Teilstücke, welche bei reichlichem Protoplasma nur wenig Kernsubstanz enthalten, regenerieren nicht und gehen bald zugrunde.

Wie aus Fig. 249 ersichtlich ist, ergänzt jedes Teilstück diejenigen Bestandteile, welche ihm fehlen. Das Hinterstück ergänzt ein Vorder-

ende, das Mittelstück Vorder- und Hinterende. Seitenstücke ergänzen die fehlende Seitenhälfte etc.

Die Teilbarkeit ist nicht unbeschränkt, aber es können noch sehr kleine kernhaltige Stücke zu vollständigen Tieren werden; so hat Lillie solche aus Stücken von 70—80 μ Durchmesser, bei $^1/_{27}$ (nach Morgan sogar $^1/_{64}$) des Volumens des ganzen Stentors hervorgehen sehen.

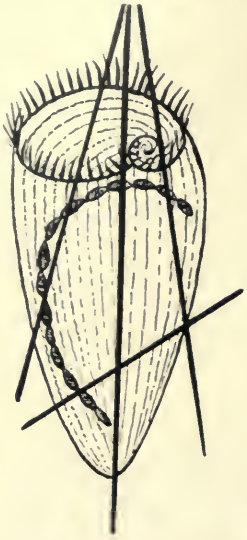


Fig. 248. Stentor, mittels mehrerer (durch die dunklen Linien markierter) Schnitte in eine Anzahl kernhaltiger Teilstücke zerlegt. (Nach Korschelt.)

Sogar Hyperregenerationen sind festgestellt worden; so hat Prowazek bei Stylonychia die Bildung eines doppelten bis vierfachen Körperendes bei der Regeneration festgestellt; und zwar wurde dies an Tieren beobachtet, die infolge weitgehender Degeneration ihr Hinterende selbst abstießen.

Die bemerkenswerteste Tatsache für die Formbildung bei den Protozoen ist aber die eigenartige Erscheinung, daß das regenerierte Tier in allen seinen Bestandteilen entsprechend der Masse seiner Substanz kleinere Organellen besitzt, welche in denselben Proportionen untereinander stehen, wie die entsprechenden Organellen des normalen Tieres. Zu diesem Ziel müssen nicht nur erhebliche Verlagerungen in der Substanz des Tieres stattfinden, sondern es müssen sogar Organellen umgeschmolzen und neu gebaut

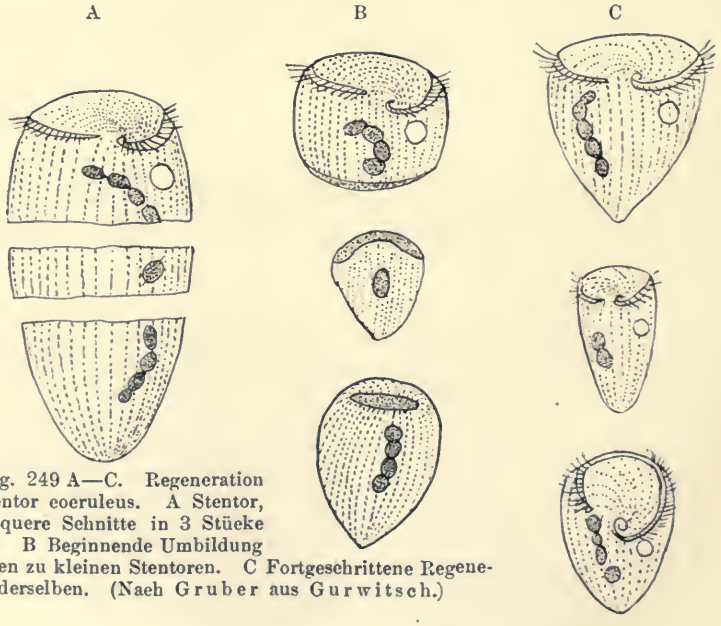



Fig. 249 A—C. Regeneration bei Stentor coeruleus. A Stentor, durch quere Schnitte in 3 Stücke zerlegt. B Beginnende Umbildung desselben zu kleinen Stentoren. C Fortgeschrittene Regeneration derselben. (Nach Gruber aus Gurwitsch.)

werden. Teile der adoralen Spirale, der Körperbewimperung, Myoneme, Cytopharynx, Hauptkern etc., kurz, alle Bestandteile des Infusors, welche eine feste Grundlage besitzen, können aufgelöst und neu differenziert werden.

Sehr bemerkenswert ist das verschiedene Verhalten der operierten Tiere je nach dem Zeitpunkt der Operation. Während ruhende (d. h. nicht sich teilende) Infusorien sofort regenerieren, verhalten sich in der Teilungsphase stehende Individuen verschieden. In der Teilung befindliche Stylonychien regenerieren nach Popoff sofort, wenn sie operiert werden, ehe das Teilungswachstum eingetreten ist. Ist aber im Zeitpunkt der Operation das Teilungswachstum schon erfolgt, so teilt sich das Tier zuerst, und das eine Teiltier hat dann nachträglich zu regenerieren. Es entstehen dabei sehr merkwürdige Bildungen; wenn z. B. das Hinterende weggeschnitten wurde, wird das hintere Teiltier ganz klein, da ein Teil der ihm gebührenden Hälfte der Körpermasse weggeschnitten wurde; das vordere Teiltier wird dagegen normal groß.

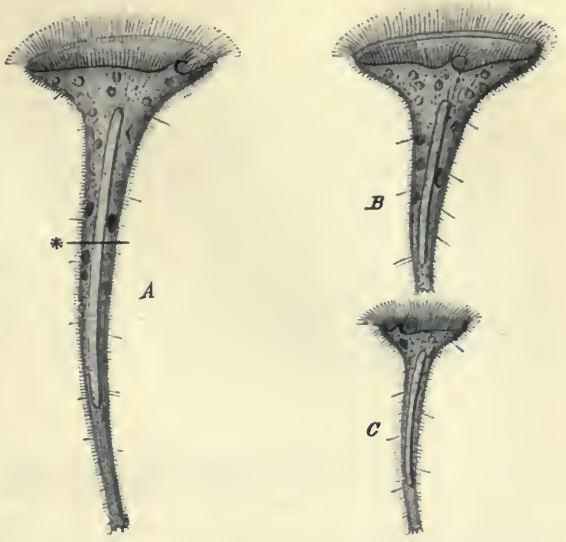



Fig. 250 A—C. Stentor Roeseli. Regeneration in proportionierten Teilgrößen. A Schnittrichtung. B und C Die zwei Teilprodukte mit verschiedener Größe, aber annähernd ausgeglichener Proportion der Körperteile. (Nach Verworn.)

Calkins hat ähnliche Versuche ausgeführt, deren bemerkenswertestes Resultat ist, daß die Regenerationsfähigkeit nach der Teilung am geringsten ist, dann ansteigt und unmittelbar vor einer neuen Teilung am höchsten ist. Er führt diese Tatsachen auf Anspeicherung bestimmter Stoffe im Plasma, die vom Kern produziert werden, zurück; diese Stoffe werden bei Teilung und Regeneration gleichmäßig verbraucht und müssen sich neu bilden.

Fig. 251. Hyperregeneration bei Paramaecium caudatum, erzeugt durch Abschneiden eines Stückes von einem Individuum (Abkömmling des hinteren Teilstücks bei Querdurchschneidung). Monstrum mit 13 Mundöffnungen. (Nach Calkins.)

Alle diese Vorgänge schließen sich eng an die oben geschilderten, bei Teilung, Konjugation etc. auftretenden Umschmelzungen an. Auch bei Metazoen kommt ähnliches vor. Aber wie für das Verständnis der Protozoenform, so scheint für unsere Auffassung von der organischen Form überhaupt in diesen Vorgängen bei den Protozoen ein Schlüssel zu den wichtigsten Fragen zu liegen.

Auch Hyperregenerationen und Heteromorphosen sind bei operierten Infusorien beobachtet worden. Ganz seltsam sind die Fälle von Hyperregeneration, welche Calkins bei seinen Versuchen mit Paramaecium erhalten hat: aus abgeschnittenen Teilstücken entstanden wahre „Monstra", bei denen aus einer Protoplasmamasse immer neue Ansätze zur Bildung von Individuen hervorknospten, von denen einzelne sich loslösten, andere aber zusammenhängend blieben; so entstanden Bildungen mit bis zu 14 Mundöffnungen (Fig. 251), welche 14 Tage lang lebten. In einigen wenigen Fällen ist Transplantation bei verschiedenen Individuen der gleichen Art gelungen (Mycetozoen, Pelomyxa, Thalassicolla, Stentor).

## Form und Entwicklung bei den Protozoen.

Wir haben in den vorangehenden Kapiteln gesehen, daß die Formveränderungen im Leben der Protozoen von zwei Gruppen von Faktoren abhängen:

1) von äußeren Faktoren,
2) von inneren Faktoren.

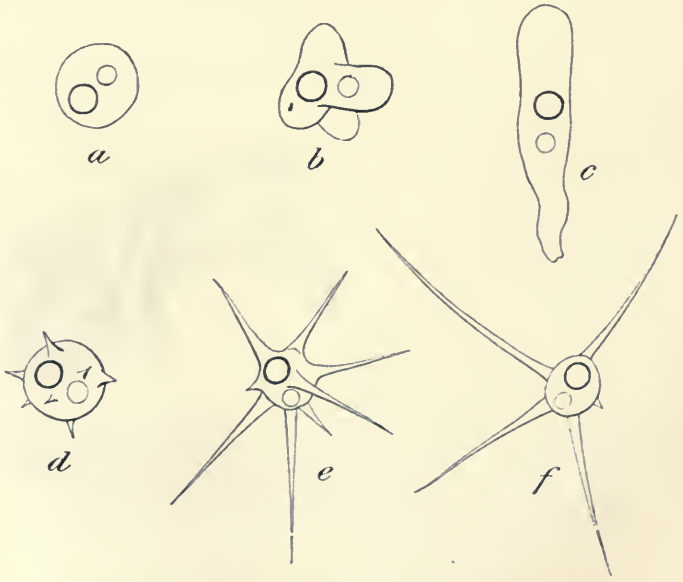



Fig. 252. Amoeba limax. a Kontrahiert; b im Beginn der Pseudopodienbildung (Proteus-Form); c gewöhnliche Limax-Form; d, e, f Formen nach Zusatz von Kalilauge, d im Beginn der Einwirkung; e, f Radiosa-Formen. (Nach Verworn.)

Mit der Aenderung der Faktoren ändert sich die Form der Tiere in vielen Fällen sehr augenfällig, wenn die geänderten Faktoren den Tieren nur die zum Leben geeigneten Bedingungen lassen.

Die äußeren Faktoren, welche am meisten die Form zu beeinflussen vermögen, sind solche, welche die Oberflächenspannung verändern. So sehen wir bei Amöben die typische Form der Pseudopodien sich verändern, wenn das sie enthaltende Medium alkalisch gemacht wird; es kann dadurch eine Amöbe vom Habitus der Amoeba limax in eine solche vom Habitus der A. radiosa umgewandelt werden (Fig. 252).

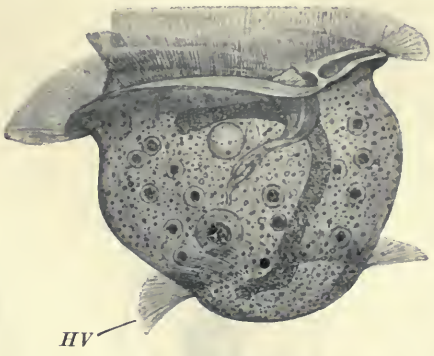



Fig. 253. Carchesium polypinum. Losgelöstes, schwärmendes Individuum, welches einen hinteren Wimperkranz *(HV)* gebildet hat. (Orig. nach dem lebenden Objekt.)

Die Loslösung der Vorticelle von ihrem Stiel hat die Entstehung eines hinteren Wimperkranzes an ihrem Körper in der Nähe der Festheftungsstelle zur Folge. Seine Basis erscheint zwar am Körper der Vorticelle präformiert, aber die Cilien selbst treten erst nach der Ablösung auf (Fig. 253).

Wenn die Gameten der Malariaparasiten aus dem Blut des Wirts in ein Medium von veränderter osmotischer Beschaffenheit, z. B. in verdünntes Blut kommen, so wird aus dem „Halbmond" die Sphäre, d. h. der Makrogamet kugelt sich ab, und die Mikrogametocyten er-

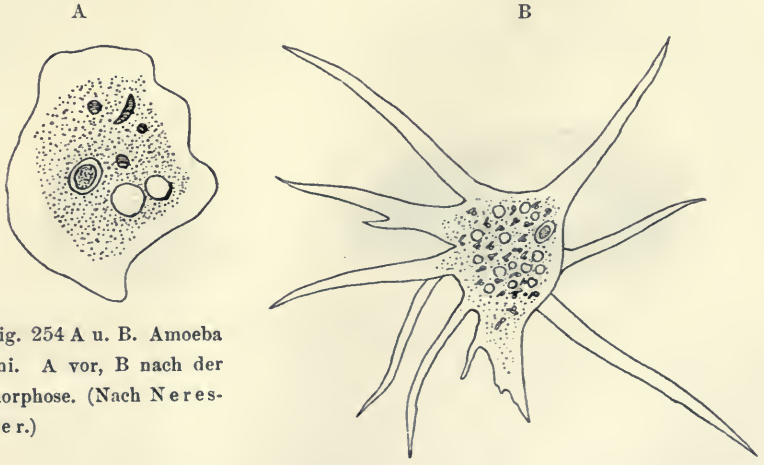



Fig. 254 A u. B. Amoeba Dofleini. A vor, B nach der Metamorphose. (Nach Neresheimer.)

zeugen Mikrogameten. Die Veränderung der Temperatur und der chemischen Zusammensetzung des Mediums ist vom größten Einfluß auf das Zustandekommen der Befruchtungsvorgänge.

Die inneren Faktoren, welche Formänderungen der Tiere herbeiführen, scheinen in der Hauptsache in Aenderungen der chemischen

Zusammensetzung der den Körper aufbauenden Substanzen zu beruhen. So hat z. B. Neresheimer beobachtet, daß bei Amoeba Dofleini in einem bestimmten Stadium der Entwicklung aus dem Kern eigenartige kristallartige Körperchen austreten und das Plasma des Tiers erfüllen. Sobald diese Substanz auftritt, ändert das Tier seine vorher breitlappige Form und bekommt lange dünne Pseudopodien (Fig. 254).

Fauré-Fremiet ist es gelungen, durch Darreichung ausschließlich vegetabilischer oder animalischer Nahrung verschiedene Formen von Vorticella microstoma zu züchten.

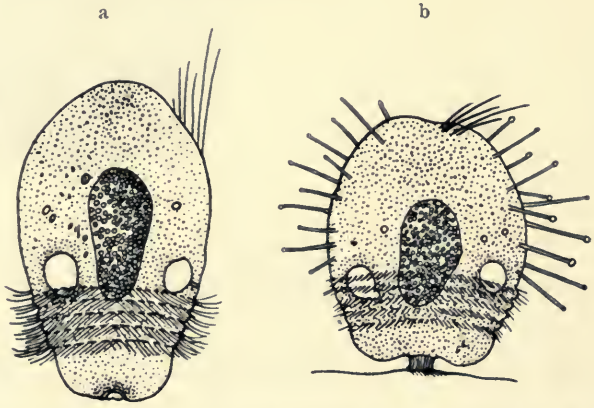



Fig. 255. Tokophrya infusionum. a Schwärmer mit Haftscheibe, 5 Wimperringen, „adoraler" Zone von 5—7 Cilien. b Derselbe, kurz nach der Festsetzung; Wimpern in der Rückbildung; Stiel und zwei Büschel von Saugröhren in der Entwicklung. Vergr. 1000. (Nach Collin.)

Sowohl eine Aenderung der inneren als auch der äußeren Faktoren scheint bei den bedeutenden Formänderungen vorzuliegen, welche Trypanosomen im künstlichen Medium (und bei Uebertragung

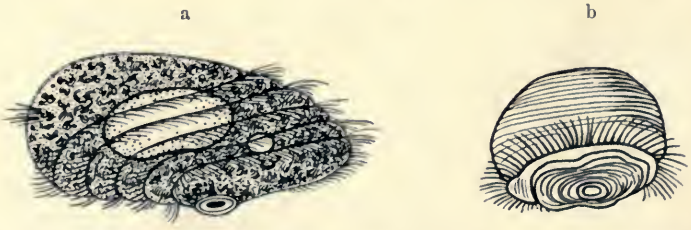



Fig. 256. Bewimperte Schwärmer von Suctorien: a von Acineta tuberosa Ehrbg. var. Fraiponti, im Begriff sich anzuheften. Vergr. 1000. b von Discophrya cybistri Coll. Vergr. 500. (Nach Collin.)

auf eine neue Tierart) annehmen können, wobei nicht nur der Habitus des ganzen Tiers, sondern auch die Lage des Blepharoplasten und Kerns sich erheblich verändern können (vgl. unten im speziellen Teil Trypanosoma rotatorium nach Bouet und Doflein).

Wenn wir diese verschiedenen Fälle berücksichtigen, so werden wir wohl mit Recht annehmen dürfen, daß die Aufeinanderfolge der oft so verschieden aussehenden Stadien im Zeugungskreis mancher Protozoen durch die äußeren Faktoren bestimmt wird. Bei allen

genauer studierten Formen fällt ja das Auftreten neuer Stadien zeitlich zusammen mit Veränderungen im äußeren Medium. Aber sie treten nicht ein, wenn nicht im Protozoon selbst eine Reihe von Vorgängen abgelaufen ist, d. h. wenn nicht im Protozoenkörper gewisse chemische und physikalische Aenderungen eingetreten sind. So sehen wir denn auch Individuen, welche in ihrer substantiellen Zusammensetzung auffallend verschieden geworden sind, beim Eintritt der gleichen Veränderung der äußeren Bedingungen sich ganz verschieden verhalten, z. B. die männlichen und weiblichen Gametocyten von Coccidien und Hämosporidien.

Da ich, wie aus diesen Darlegungen folgt, die theoretische Ueberzeugung habe, daß sich viele weitgehende Formänderungen bei den Protozoen aus der Variation der oben bezeichneten inneren und äußeren Faktoren auf physikalisch-chemischer Grundlage erklären lassen werden, so halte ich es für ratsam, bei der Deutung der Entwicklungsstadien von Protozoen für phylogenetische Spekulationen mit großer Vorsicht vorzugehen. Vor allen Dingen ist die Anwendbarkeit des sogenannten biogenetischen Grundgesetzes auf die Protozoen sehr zweifelhaft.

Es ist ja allerdings das Auftreten von bewimperten Schwärmern (Fig. 255 u. 256) bei den mit den Infusorien nahe verwandten Suctorien sehr auffallend; ferner das Vorhandensein von geißeltragenden Stadien bei Rhizopoden und Sporozoen, von nackten amöboiden Fortpflanzungsstadien bei beschalten Rhizopoden — also vielfach das Auftreten von „Jugendstadien“ in Formen, welche denen gleichen, von denen wir die betreffenden Gruppen abzuleiten geneigt sind. Aber bewimperte Fortpflanzungsstadien sind ja auch bei Algen vorhanden, geißeltragende und amöboide im Organismenreich weit verbreitet. Es ist sehr wohl möglich, daß ihr Auftreten von ganz anderen Bedingungen abhängt, welche nur indirekt von der phylogenetischen Geschichte der Art beeinflußt sein können. Wollen wir auch nicht annehmen, daß das Auftreten eines bestimmten Stadiums, z. B. des Geißelschwärmers, lediglich dadurch bestimmt werde, daß das Verhältnis der chemischen Beschaffenheit von Protozoon und Medium einen bestimmten Wert annimmt, so liegt es doch nahe, anzunehmen, daß die ähnlichen Formen durch Anpassung an ähnliche Lebensbedingungen entstanden sind.

So hat Bütschli schon im Jahre 1876 geschlossen: es fragt „sich doch sehr, ob die Ausbildung dieser Fortpflanzungskörper etwa als ein Rückschlag zu einer früheren Organisationsstufe der Protozoen aufgefaßt werden dürfe oder als eine bestimmter Zwecke wegen, allmählich erlangte besondere Ausbildung der Sprößlinge. Nur im ersteren Falle ließe sich die allmähliche Entwicklung der Organisation des Muttertiers an dem Fortpflanzungskörper (Sprößling, Spore etc.) als ein der ontogenetischen Entwicklung der höheren Organismen entsprechender Vorgang betrachten; im letzteren Falle hingegen könnte man höchstens von einer Metamorphose sprechen, in ähnlicher Weise wie ja viele Protozoen derartige Metamorphosen infolge des sich in ihren Entwicklungsgang häufig einschiebenden Encystierungsprozesses durchmachen.“

Ich bin mit Bütschli der Ansicht, daß letzteres das Wahrscheinlichere ist, und daher habe ich alle die in den letzten Abschnitten dargestellten Vorgänge am Protozoenkörper (bei der Teilung, den

verschiedenen Formen von Agameten- und Gametenbildung, bei Sporulation, Encystierung, Regeneration etc.) in diesem Zusammenhang vereinigt. Sie alle scheinen mir das Resultat der gleichen Kräfte zu sein; stets sehen wir die lebenden Körper der Protozoen bestrebt, auf Grund der ihren Körpersubstanzen innewohnenden Gestaltungskräfte bestimmte Formen anzunehmen, welche aber durch die Wirkung der äußeren Faktoren in bestimmten Schranken gehalten werden.

Ehe wir nun erörtern, welche Bedeutung diese Betrachtungen für die Auffassung von der Vererbung bei den Protozoen besitzen, müssen wir auf Grund der bisher gewonnenen Kenntnisse die Beziehungen der Protozoenorganisation zum Zellbegriff darlegen.

## Die Protozoen als einzellige Organismen.

In der Einleitung hoben wir hervor, daß die Protozoen als einzellige Organismen aus einem Protoplasmaleib mit einem Zellkern

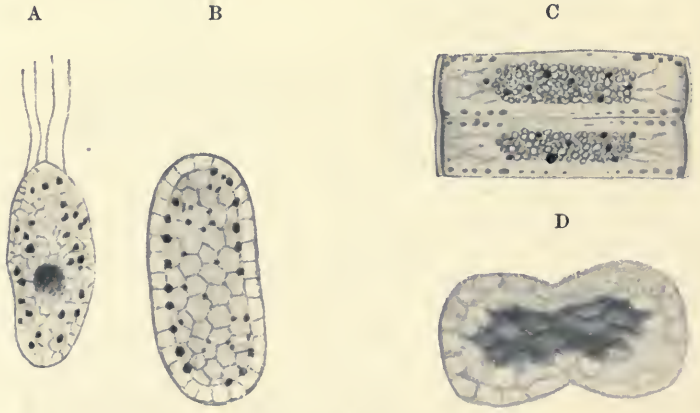



Fig. 257 A—D. Verschiedene Formen kernloser Zellen. A „Tetramitus" (Flagellat) mit zentraler Sphäre und diffus verteilten Chromatinkörnern, welche bei Teilungen sich zusammenhäufen (?). (Nach Calkins.) B Chromatium (Bakterium) mit Chromatingranulen im Innenkörper. (Nach Bütschli.) C Oscillaria Frölichii (eine Cyanophycee) mit kompaktem Zentralkörper und stark färbbaren Körnern an der Zellperipherie. Vergr. 3000. (Nach Mac Allum.) D Blaugrüne Nostocacee im Beginn der Teilung. Zentralkörper stark gefärbt. (Nach Bütschli aus Gurwitsch.)

bestehen. Wie überall in der organischen Natur Definitionen nur für einen gewissen Durchschnitt der betrachteten Individuen anwendbar sind und um so ungenauer werden müssen, einen je größeren Bereich sie umfassen sollen, so ist auch jene Definition nur für die typischen Protozoen anwendbar. Wir bezeichnen als typische Formen die große Mehrzahl der Protozoen, welche in ihrem morphologischen Aufbau tatsächlich einer einkernigen Zelle entsprechen (z. B. viele Rhizopoden, Flagellaten, Sporozoen).

Andere Protozoen bleiben jedoch wenigstens vorübergehend unter der Stufe der Organisation zurück, welche durch die typische Kernzelle repräsentiert wird, während andere vorübergehend oder dauernd in ihrer Organisation über die Stufe des einzelligen Organismus hinausgehen.

Letztere Tatsachen haben neuerdings einige Autoren veranlaßt, die Einzelligkeit der Protozoen zu bezweifeln (Dobell, zum Teil Hartmann u. a.). Rein morphologische Betrachtungen und einseitige, willkürliche Definitionen könnten einen solchen Zweifel berechtigt erscheinen lassen, der z. B. Dobell verführt, die Protozoen als „nichtzellige" Organismen den vielzelligen gegenüberzustellen. Dabei wird aber vergessen, daß das, was wir eine Zelle nennen, nicht der abgegrenzte Teil eines vielzelligen Organismus ist, sondern eine funktionelle Einheit. Die abgegrenzte Menge von Protoplasma mit ihrer Kernsubstanz ist die kleinste lebens- und fortpflanzungsfähige Einheit im Reich des Organischen. Gerade die Fortpflanzungserscheinungen lassen die große Mehrzahl der Protozoen als echte Zellen erscheinen. Die Differenzierungen, welche sie an ihrem Zellleib aufweisen, und welche ihre vielseitigen Leistungen ermöglichen, übertreffen zwar bei weitem den oft sehr einseitig ausgebildeten Bau der Zellen höherer Metazoen. Aber unter den niederen Metazoen gibt es Formen, deren Zellen noch sehr vielseitig und kompliziert gebaut sind und dementsprechend funktionieren. Die neueren Versuche über Züchtung von Gewebezellen in künstlichem Nährmedium haben gezeigt, daß selbst die Zelle eines hochstehenden Metazoons sich unter Umständen wie ein Protozoon verhalten und fortpflanzen kann. Das näher auszuführen, würde hier zu weit führen. Wir halten jedenfalls daran fest, daß die große Mehrzahl der Protozoen „einzellige" Organismen sind.

Der Zellbegriff und die Auffassung der Protozoen als einzellige Tiere müßten allerdings in gewisser Beziehung eine Revision erfahren, wenn die Angaben über Chromidien, chromidiale Auflösung von Zellkernen und chromidialen Bau von Protistenkörpern sich bestätigen. Diesen Angaben, welchen ich früher infolge der Bestimmtheit, mit welcher sie auftraten, in voller Ausdehnung in mein Lehrbuch aufnahm, stehe ich heute viel kritischer gegenüber.

Eine Reihe von Autoren nimmt an, daß in Protozoenzellen Substanzen des Zellkerns und zwar speziell Chromatin in das Zellplasma austreten und in demselben ohne tiefgehende Umwandlung und Desorganisation weiter existieren können. Solche Substanzen werden unter dem Namen von Chromidien beschrieben.

Meist dient als Erkennungsmerkmal von Chromidien ihre Färbbarkeit mit Kernfarbstoffen, die auch den wichtigsten Anhaltspunkt für die Identität ihrer Substanzen mit denjenigen der Kerne darbietet. Nur in wenig Fällen gibt es morphologische Hinweise für die Herkunft der Chromidien aus Kernen oder für ihre Abstammung von solchen. Angaben hierüber gibt es zwar sehr viele, die wenigsten können aber einer sorgfältigen Kritik standhalten.

Erinnern wir uns der Schwierigkeiten, welchen der Nachweis der einzelnen Kernsubstanzen schon in den Kernen selbst begegnet, so wird uns klar, daß die gegenwärtig üblichen Färbungsmethoden über das Vorkommen von Kernbestandteilen in Chromidien nichts auszusagen erlauben.

Der Ausdruck Chromidien wurde von R. Hertwig für Bildungen eingeführt, welche er bei Actinosphaerium entdeckte, und welche bei diesem Heliozoon sowohl bei normalen als auch besonders bei pathologischen Prozessen auftreten. Er hat bei dem gleichen Organismus gezeigt, daß in Hungerkulturen sämtliche Kerne aufgelöst und

in Chromidien umgewandelt werden können, welche dann das Plasma der so entstandenen Chromidialzelle erfüllen. Dieselbe ist dann in ihrer ganzen Substanz sehr stark färbbar und bietet ein sehr auffallendes Bild dar (Fig. 258).

Das Tier lebt dann als „Chromidialzelle“ ohne individualisiertem Zellkern eine Zeitlang weiter. Man nimmt an, daß die Kernsubstanzen in diffuser Verteilung die Aufgaben des Kerns noch weiter erfüllen.

Solche „Degenerationschromidien“ stammen also sicher von Kernen ab und bestehen daher wohl aus denselben Substanzen wie solche. Ob sie allerdings organisierte Kerne wieder aus sich hervorgehen lassen können, ist unbekannt.

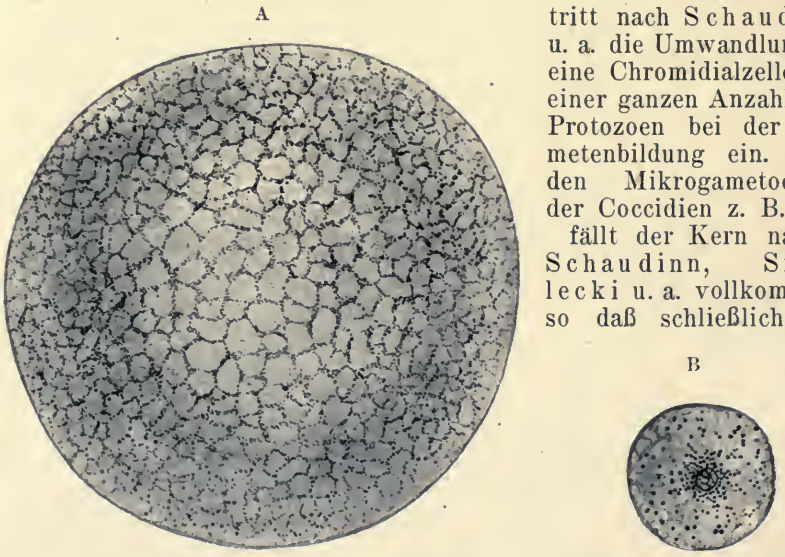



Fig. 258 A u. B. Chromidialzellen. A Actinosphaerium Eichhorni, kernlos erfüllt von Chromidien. (Nach Hertwig.) B Mikrogametocyt von Coccidium Schubergi. Kern in Auflösung, Plasma von Chromidien erfüllt. (Nach Schaudinn.)

Als normaler Prozeß tritt nach Schaudinn u. a. die Umwandlung in eine Chromidialzelle bei einer ganzen Anzahl von Protozoen bei der Gametenbildung ein. Bei den Mikrogametocyten der Coccidien z. B. zerfällt der Kern nach Schaudinn, Siedlecki u. a. vollkommen, so daß schließlich die Zelle von einem staubförmig verteilten Chromatin erfüllt ist, aus welchem sich schließlich die Kerne der Mikrogameten rekonstruieren.

Bei Entamoeba, bei Foraminiferen, Gregarinen und Mastigamöben wird Austritt von Chromatin aus dem Kern und Ausbildung von fein verteilten Chromidien im Plasma beschrieben. Aus den Chromidien rekonstruieren sich nach den vorliegenden Angaben die Kerne der Gameten; bei Thekamöben (Echinopyxis nach Schaudinn, Arcella nach Elpatiewski und Swarzewski) kriechen Sprößlinge im Zustand der Chromidialzelle längere Zeit umher, ehe die Bildung der Kerne aus den Chromidien erfolgt.

Allen diesen Angaben muß man nach meiner Ansicht mit großen Zweifeln begegnen. Sicherlich sind manche von ihnen durch ungenügende Technik, durch Täuschungen infolge von Infektionen und Kritiklosigkeit veranlaßt. Auch viele der früher als kernlos beschriebenen Moneren, von denen man vermuten konnte, daß sie dauernd im Zustand von Chromidialzellen lebten, haben sich nach neueren

Untersuchungen (Schepotieff) als typische kernhaltige Protozoen erwiesen.

Wie wir später, in der Einleitung zum speziellen Teil dieses Werks schildern werden, machen viele Mikroorganismen: Bakterien, Spirochäten und Cyanophyceen den Eindruck, als seien sie nach Art einer Chromidialzelle gebaut. Man erkennt in ihrem Protoplasma ähnlich wie Kernsubstanzen sich färbende Gebilde, welche aber meist nicht zu geschlossenen Kernen vereinigt zu sein scheinen. Man könnte sie also als „Moneren" im Sinne Haeckels, als kernlose Organismen auffassen. Immerhin müssen wir betonen, daß auch unter ihnen Formen beschrieben worden sind, welche sehr an echte Zellkerne erinnernde und sich wie solche verhaltende Gebilde enthalten. Die technischen Schwierigkeiten könnten es bedingen, daß wir speziell bei den kleineren Formen noch keinen vollen Einblick in den feineren Bau gewonnen haben.

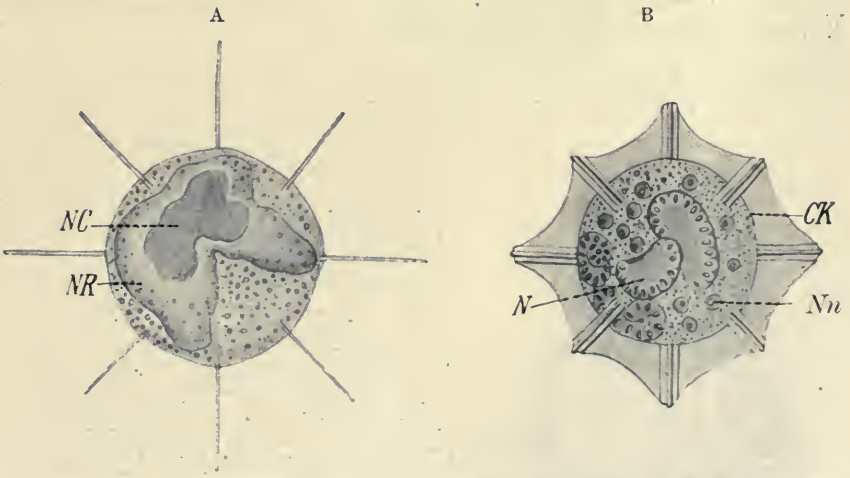



Fig. 259. A Acanthochiasma Krohni, Radiolar mit mächtiger Kernrindenschicht *(NR)* und zentraler Kernmasse (Nucleolus) *(NC)*. B Acanthometra Claparedei. Individuum, bei welchem der Zerfall in zahlreiche kleine Kerne im Gang ist. *N* Kernrest. *Nn* Schwärmerkerne. *CK* Zentralkapsel. (Nach R. Hertwig.)

Diese Bedenken sind in noch höherem Maße auf die Angaben über „freie Kernbildung" anzuwenden. Es wird vielfach angegeben, daß aus Chromidien, z. B. in den Schwärmern von Foraminiferen und Thekamöben, sich neue Kerne zu bilden vermögen (vgl. oben S. 258). Es würde sich dabei also um eine vollkommene Neubildung individualisierter Kerne aus der Substanz der Chromidien handeln. Das stünde zwar nicht im Gegensatz zu dem Satz „omnis nucleus e nucleo"; denn die Chromidien sollen ja stets aus Kernen hervorgehen. Aber die individuelle Kernform wäre wenigstens vorübergehend aufgegeben und die Kernvermehrung fände nicht unter dem üblichen Bild einer Kernteilung statt.

Solche freie Kernbildung hat schon früher im Jahre 1876 R. Hertwig bei Acanthometriden angegeben, bei denen eine mächtige „Rindenschicht" am Kern ausgebildet ist; aus dieser gehen nach seinen Angaben zahlreiche kleine Kerne hervor, welche in ihr selbst gebildet werden, um darauf auszutreten (Fig. 259 A und B). Später

(1899) hat er bei Arcella freie Kernbildung aus dem Chromidialnetz beschrieben (Sekundärkerne im Gegensatz zu dem ungeteilt bleibenden

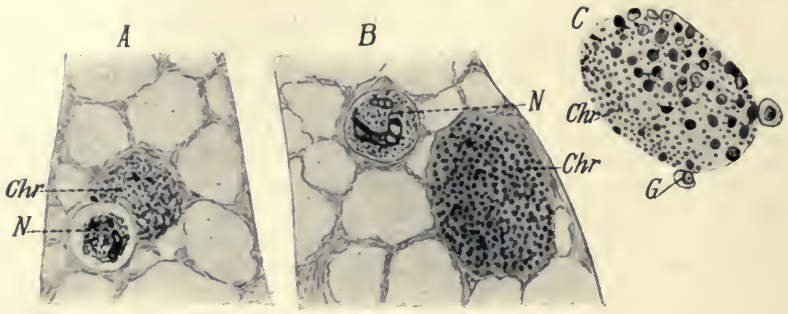



Fig. 260 A—C. Mastigella vitrea. A Entstehung der Chromidialmasse *(Chr)*, B deren Wachstum. C Dieselbe allein, stärker vergrößert, um die freie Kernbildung zu zeigen. *N* Kern. *G* Gameten. (Nach Goldschmidt.)

Primärkern), worauf dann von Schaudinn bei verschiedenen Rhizopoden, von Goldschmidt bei Mastigamöben die Bildung der Gametenkerne aus Chromidien angegeben wurde. Am eingehendsten hat Goldschmidt diesen Vorgang beschrieben. Bei Mastigella vitrea tritt bei der einen Fortpflanzungsform nach seinen Beobachtungen Chromatin aus dem Kern aus, es bildet sich neben dem Kern eine dichte Chromidialmasse, welche wächst, und in und aus welcher sich allmählich Kerne differenzieren (Fig. 260 A—C). Die Kerne lösen sich dann von der Chromidialmasse los und verteilen sich im Plasma, wel-

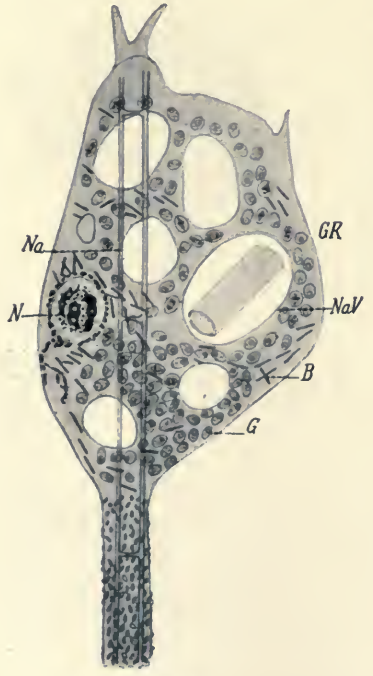



Fig. 261.

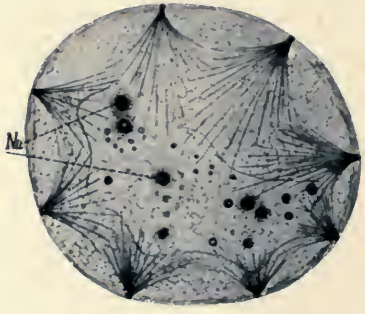



Fig. 262.

Fig. 261. Mastigella vitrea, erfüllt von Gameten *(G)*. *B* bakterienartige Einschlüsse. *GR* Gameten mit Reifungsspindeln. *N* Kern. *Na V* Nahrungsvakuole. *Na* Nahrungskörper (Algenzellen). (Nach Goldschmidt.)

Fig. 262. Gametocyt von Aggregata spinosa während der ersten multiplen Teilungsphasen des Kerns. (Nach Moroff.)

ches von Gameten erfüllt ist, während der ursprüngliche Kern (der Primärkern) der Zelle vollkommen intakt geblieben ist (Fig. 261).

Diese Angaben über freie Kernbildung habe ich etwas ausführlicher dargelegt, weil sie für unsere Auffassung von der Protozoenzelle von großer Bedeutung sein müssen, wenn sie sich vollkommen bestätigen lassen. An sich würden sie ja sich sehr wohl mit unseren allgemeinen Vorstellungen vom Bau der Zellen vereinigen lassen, welche — wie R. Hertwig ganz mit Recht hervorgehoben hat — sich nicht allzusehr vom Schema der Metazoenzelle beeinflussen lassen dürfen. Vor allem würde eine solche freie Kernbildung sehr gut im Einklang stehen mit unseren Vorstellungen von der flüssigen Beschaffenheit der Zellbestandteile und von den verschiedenen Graden der Viskosität der Kernbestandteile. Es wäre sehr gut einzusehen, daß aus zähflüssiger Chromidialmasse durch Umwandlung in flüssigeren Zustand bläschenförmige Kerne entstehen. Doch möchte ich nicht unterlassen, hervorzuheben, daß ich die bisher vorliegenden Untersuchungen für nicht hinreichend sorgfältig halte. Vor allem ist keine kritische Definition des Chromatinbegriffs und keine sorgfältige Technik, welche genaue Unterscheidungen der Substanzen ermöglichte, den betreffenden Arbeiten zugrunde gelegt. Dazu liegt speziell im Fall der Mastigamöben die Möglichkeit einer Täuschung infolge einer Infektion durch parasitische Organismen sehr nahe.

Ferner kann in einigen der Fälle infolge der Feinheit der Strukturen und der Schwierigkeit der Konservierung die Beteiligung der Gerüstsubstanz an der Kernbildung der Beobachtung entgangen sein. So hat neuerdings Moroff bei Gregarinen gezeigt, daß nach Auflösung des großen Kerns die Gametenkerne sich rekonstruieren, indem die Teilung der Centrosomen für kleine Chromatinanhäufungen viele neue Zentren schafft (Fig. 262); bei der Kernneubildung nimmt also hier die achromatische Gerüstsubstanz einen Anteil, welcher die Kernvermehrung sehr dem üblichen Typus annähert.

Schließlich hat neuerdings Hartmann in seinen Anschauungen über polyenergide Kerne einen Weg gezeigt, auf welchem wir uns scheinbare freie Kernbildung durch das Selbständigwerden zeitweise verschmolzener monoenergider Kerne erklären können. Wir werden sogleich auf diese Theorie zurückkommen (S. 263).

---

Den besprochenen Formen und Stadien, welche möglicherweise unter der Organisationsstufe einer Kernzelle stehen, können wir unter den Protozoen Formen gegenüberstellen, welche in ihrer Organisation über die Stufe der Einzelligkeit hinauszuragen scheinen; und zwar

1) durch Vielkernigkeit,
2) durch die Komplikation ihrer Leistungen als organische Individuen,
3) durch die Bildung von Zellstöcken, welche Individuen höherer Ordnung darstellen können.

In fast allen Gruppen des Stammes der Protozoen finden sich neben einkernigen Arten solche mit zwei oder mehreren bis vielen Kernen. Wir kennen z. B. neben einkernigen zweikernige und vielkernige Amöbenformen (Fig. 263, 264 und 265). Wir sind gewohnt, solche mehrkernige Protozoen dennoch als einzellige Individuen aufzufassen, und werden in dieser Auffassung durch das gesamte Verhalten dieser Formen unterstützt. Sie erscheinen uns stets als einheitliche Individuen; so sehen wir auch die Kernteilungen an den

verschiedenen Kernen bei ihnen vollkommen gleichzeitig verlaufen (vgl. Fig. 264).

Fig. 263.

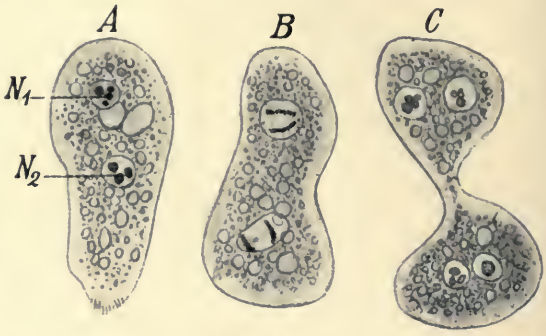



Fig. 264.

Fig. 263. Amoeba verrucosa. *Ekt* Ektoplasma. *Ent* Entoplasma. *Cv* kontraktile Vakuole. *N* Kern. *Na* Nahrungskörper (gefressene einzellige Algen). (Orig. nach dem lebenden Objekt.)

Fig. 264 A—C. Pelomyxa binucleata (Gr.), zweikernige Amöbe. A Ruhendes Individuum. $N_1$, $N_2$ die beiden Kerne. B Beide Kerne in simultaner Teilung. C Entstehung zweier zweikerniger Tochteramöben. (Nach Schaudinn.)

Fig. 265.

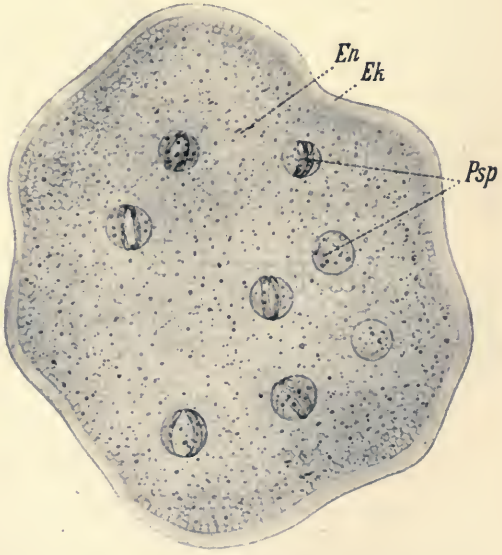



Fig. 266.

Fig. 265. Pelomyxa palustris, vielkernige Amöbe. *N* Kerne. *St* ins Plasma aufgenommene Steinchen. (Orig. nach dem gefärbten Präparat.)

Fig. 266. Myxidium Sabrazesi, vielkerniges Myxosporidium mit zahlreichen Sporen im Plasma. *Ek* Ektoplasma. *En* Entoplasma. *Psp* Pansporoblasten. (Orig. nach dem lebenden Objekt.)

Bei anderen vielkernigen Formen sehen wir allerdings bisweilen einzelne der Kerne sich unabhängig von den anderen teilen. Wir schließen daraus auf eine viel größere Selbständigkeit des betreffenden Zellbezirks. Um die Beziehungen der Zellkerne zum Plasma und untereinander zu beschreiben, bedient man sich oft mit Vorteil des von Sachs und Koelliker eingeführten Begriffs der Energide. Unter einer solchen versteht man einen Kern samt dem funktionell zugehörigen Plasmabezirk; wo der Leib des Tieres in einkernige Zellen zerlegt ist, fällt der Begriff Energide mit dem Zellbegriff zusammen, in vielkernigen Zellen ist er eine theoretische Fiktion.

Bei den Protozoen können wir nun alle Abstufungen in der Selbständigkeit der Energiden finden. Während in manchen Fällen die einzelnen Energiden ganz unabhängig voneinander bleiben, so daß z. B. nach plasmogamischer Verschmelzung von Amöben, Heliozoen, Myxamöben etc. eine Auflösung der zusammengeflossenen Masse in sämtliche Komponenten erfolgt [1]), sehen wir in anderen Fällen die Energiden nicht einmal bei der Fortpflanzung selbständig werden. Es kann die Abhängigkeit der Energiden voneinander so groß werden, daß der Organismus durchaus an ein vielzelliges Tier erinnert. Das ist der Fall z. B. bei den Myxosporidien (Fig. 266) und Actinomyxideen, welche im Innern ihres vielkernigen Körpers Sporen bilden, an deren Aufbau sich verschiedene Energiden beteiligen, welche ja fast den Charakter selbständiger Zellen besitzen (vgl. dazu die Einzelheiten im speziellen Teil).

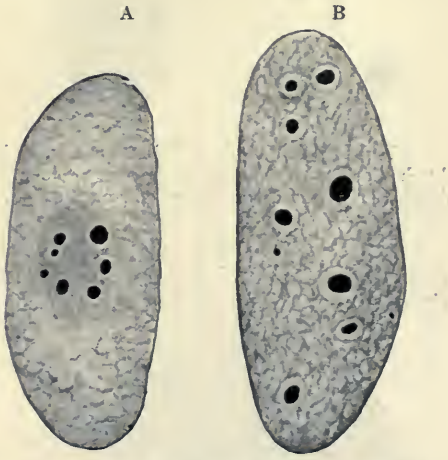



Fig. 267. Adelea ovata. A Polyenergider Kern mit vielen Karyosomen, B dessen Umwandlung in zahlreiche monoenergide Kerne. (Nach Jollos.)

Polyenergide Kerne. In diesem Zusammenhang ist auch auf Vorstellungen hinzuweisen, welche neuerdings Hartmann über die Natur gewisser Protozoenkerne entwickelt hat. Er nimmt an, daß die riesigen Kerne von Radiolarien (Fig. 269), aber auch solche von Coccidien (Fig. 267), Heliozoen (Fig. 268), Amöben etc. aus zahlreichen „Energiden“ zusammengesetzt seien. Die Entstehung solcher polyenergider Kerne glaubt Hartmann im Anschluß an die Untersuchungen von Jollos, Zuelzer, Borgert, Huth, ihm selber u. a. vor allem auf Teilungen des Karyosoms zurückführen zu können. Die zahlreichen Chromosomen der Radiolarienkerne entsprechen nach seinen Annahmen je einem kleinen Kern. Auch denkt er an die Zusammensetzung der Chromidien von Protozoen und der Makronuclei

1) Hierher sind auch alle vielkernigen Stadien zu rechnen, welche ihre Entstehung nur dem Umstand verdanken, daß die Kernteilung der Zellteilung vorangeeilt ist, z. B. bei der Gametenbildung, multiplen Teilung etc.

der Ciliaten aus zahlreichen Einzelkernen. Bei Vermehrungsvorgängen kann in verschiedener Weise aus dem „Polykaryon“ eine Menge von kleinen „Monokaryen“ hervorgehen. So erklären sich die eigenartigen multiplen Vermehrungsvorgänge (Fig. 270), die freie Kernbildung, die Riesenmitosen der Radiolarien etc. (vgl. Fig. 173 und 174, S. 170).

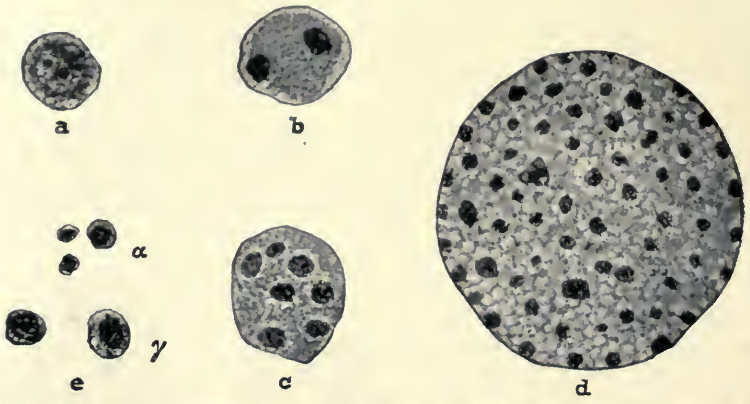



Fig. 268 a—d. Wagnerella borealis. Bildung eines großen polyenergiden Kerns durch Wachstum und Teilung der Karyosomen. e Vermehrung der Sekundärkerne, welche durch Zerfall des Primärkerns entstanden sind. (Nach Zuelzer aus Hartmann.)

Die Hartmannsche Hypothese ist ernsthafter Beachtung wert und vielleicht geeignet, bisher sehr schwer verständliche Tatsachen einer einheitlichen Erklärung zugänglich zu machen. Doch erfordern

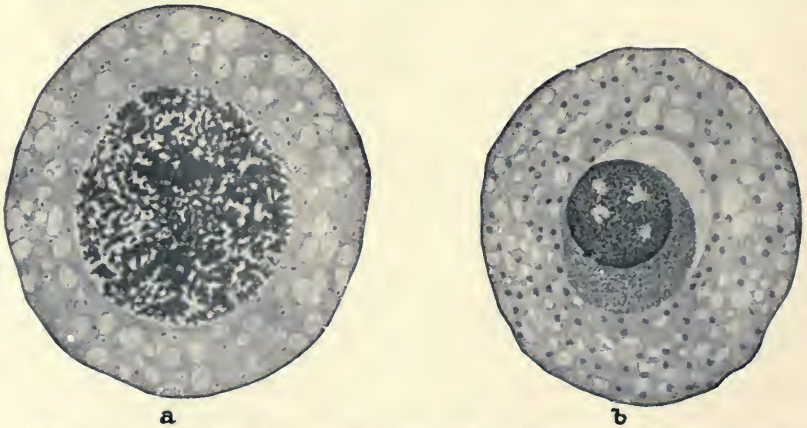



Fig. 269. Aulacantha scolymantha Haeck. a Zentralkapsel des Radiolars mit polyenergidem Kern (Primärkern). b Auswanderung der kleinen Sekundärkerne aus dem schrumpfenden Primärkern. (Nach Borgert.)

die ihr zugrunde gelegten Beobachtungen noch genauere Prüfung und weitere Klärung.

Die mangelnde Unabhängigkeit der Kerne innerhalb eines Protozoenindividuums tritt uns besonders in den Fällen klar entgegen, in denen eine Arbeitsteilung zwischen den einzelnen Kernen erfolgt ist. Bei den Ciliaten z. B. unterscheiden wir zwei Kerne als Makronucleus

oder Hauptkern und Mikronucleus oder Nebenkern voneinander. Beide liegen in der Regel nahe beieinander und sind in Größe, Struktur und Funktionen sehr verschieden; so verschieden, daß wir hier den Energidenbegriff nicht anwenden können, indem nicht jeder der Kerne einer bestimmten Plasmapartie zugehört, sondern indem beide für das gesamte Protozoon gesonderte Funktionen zu erfüllen haben. Während der Hauptkern vor allem mit den Prozessen der Ernährung, Verdauung und des Wachstums zu tun hat, tritt der Nebenkern nur bei der geschlechtlichen Fortpflanzung in erhöhte Tätigkeit.

Dieser Dualismus zwischen einem Stoffwechselkern und einem Geschlechtskern ist in Beziehung gesetzt worden zu weit bei den Protozoen verbreiteten Erscheinungen, und dieser Vergleich hat Schaudinn zu einer Theorie Anlaß gegeben, welche von Goldschmidt weiter ausgebaut worden ist, und welche wir an dieser Stelle kurz besprechen müssen. Wir haben oben erwähnt (S. 258), daß bei Rhizopoden (ähnliche Angaben finden sich für Sporozoen) aus den Chromidien Gametenkerne entstehen sollen, während die Primärkerne der betreffenden Formen ähnlich wie die Makronuclei der Infusorien bei den Befruchtungsprozessen keine Rolle spielen und zugrunde gehen. Solche Chromidien hat Goldschmidt als Sporetien unterschieden, da er sie mit den Geschlechtskernen der Infusorien homologisierte.

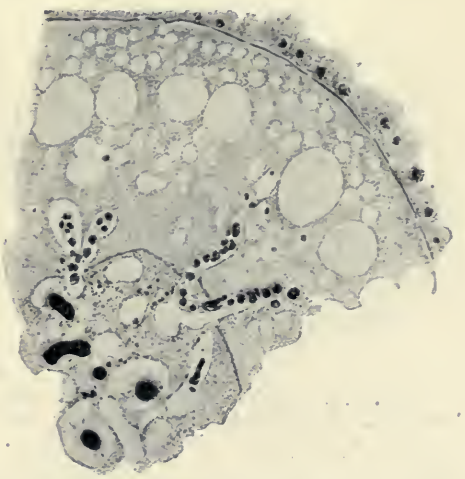


Fig. 270. Stück eines Schnittes durch die Zentralkapsel von Thalassicola nucleata. Mikrogametenbildung (?). Aus dem polyenergiden Kern treten viele Sekundärkerne in schlauchförmiger Anordnung durch Poren der Kernmembran in das intrakapsuläre Plasma. (Nach Huth.)

Die Theorie von Schaudinn und Goldschmidt nimmt nun an, daß alle Protozoenzellen potentiell doppelkernig sind. Stets ist ein somatischer (vegetativer) und ein Geschlechtskern (generativer Kern) vorhanden, welche allerdings nicht immer getrennt erkennbar, sondern oft in einem Kernindividuum vereinigt sind, um nur während der Fortpflanzungsphasen sich zu trennen (z. B. bei Foraminiferen). Sind aber beide Kerne getrennt vorhanden, so kann jede der beiden Kernarten, sowohl in Form eines geschlossenen Kerns als auch in Form von Chromidien vorkommen. Während also z. B. bei den Thalamophoren neben einem somatischen Kern generative Chromidien vorkommen, sind die Chromidien bei Actinosphaerium rein somatischer Natur, die Kerne jedoch die generativen Elemente.

Nach dieser Theorie werden die generativen Kerne als eine Reserve für die Fortpflanzungsphasen, als ein am vegetativen Zellleben wenig oder gar nicht beteiligtes Keimplasma betrachtet.

Wenn wir aber bedenken, daß dieser extreme Fall wohl nur bei den Infusorien annähernd verwirklicht ist, während die Chromidien der Thalamophoren, die Kernrindensubstanz der Acanthometriden, kurz alle die sonstigen als generativ bezeichneten Kernelemente sicher einen bedeutenden Anteil an den vegetativen Vorgängen des Zelllebens nehmen, so müssen wir die Theorie des Kerndualismus der Protozoenzelle in ihrer extremen Fassung ablehnen. Sie ist mehr ein Bild, ein morphologisches Schema der Erscheinungen als eine Erklärung der Vorgänge. Sicherlich hat sie viel zur Deutung der beobachteten Tatsachen beigetragen und wird dies in Zukunft noch tun.

Mir scheinen folgende Tatsachen Voraussetzungen der Chromidienlehre zu sein: Die für eine Art charakteristischen Kernsubstanzen können sowohl in ge-

schlossenen Kernen als auch frei im Plasma, als Chromidien, auftreten. Sowohl in den Kernen als auch in den Chromidien ist aber nicht die ganze Masse der färbbaren Substanz „Chromatin" im engeren Sinn des Wortes, also diejenige Masse, welche für das Zustandekommen und die Vererbung der spezifischen Lebenserscheinungen notwendig ist, sondern es färben sich in ähnlicher Weise auch andere Substanzen, Reservestoffe, Fällungsprodukte u. dgl. Das hat dazu geführt, daß man zwei Arten von Chromatin unterscheiden wollte: Idiochromatin (als Vererbungssubstanz) und Trophochromatin oder Somatochromatin (als funktionierende Kernsubstanz).

Alle Tatsachen weisen aber darauf hin, daß es nicht zwei Arten von lebenswichtigen Kernsubstanzen gibt, sondern daß es dasselbe Stoffgemisch ist, welches sowohl das Funktionieren als auch die Vererbung in den Protozoenzellen vermittelt. „Somatochromatin ist Idiochromatin, dessen Anlagen zur Tätigkeit erwacht sind. Idiochromatin läßt sich nicht als etwas Besonderes, was neben dem Somatochromatin besteht, auffassen; es ist Somatochromatin, welches eine Hemmung seiner Wirkungsweise erfahren hat und, unter geeignete Bedingungen gebracht, diese Hemmung abstreift und erneut seine Wirkungsweise entfaltet." (R. Hertwig.) Solches einheitliches Chromatin könnte nun in den Protozoenzellen sowohl in Form von geschlossenen Kernen als auch in Chromidien vorkommen. Beide könnten daher sowohl an den vegetativen Prozessen als auch an den generativen Erscheinungen teilnehmen. Selbst im extremen Fall des Kerndualismus der Infusorien kann der Mikronucleus den Makronucleus (und der letztere den ersteren?) hervorbringen.

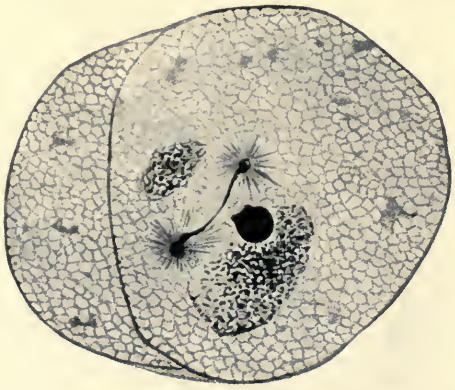


Fig. 271. Lankesteria ascidiae. Bildung der ersten Kernspindel unter Abstoßung der Hauptmasse des ursprünglichen großen Kerns. (Nach Siedlecki.)

Bei den vegetativen Prozessen werden aber reichlich Substanzen erzeugt, welche nicht für das Zustandekommen der Funktionen der Kerne notwendig sind. Solche Substanzen werden bisweilen, da sie den Kern belasten und seine Teilungsfähigkeit behindern, vor dem Eintritt der Teilung ausgestoßen (z. B. die Hauptmasse des Gregarinenkerns vor der Bildung der 1. Teilungsspindel [Fig. 271]). Zu betonen ist ferner, daß alle diese Hypothesen wiederum ohne kritische Anwendung des Chromatinbegriffs aufgestellt sind und daß es, wie wir wiederholt betonten, höchst fraglich ist, ob all das, was in Kernen und Chromidien Chromatin genannt wird, der Chromosomensubstanz der Metazoen entspricht und es verdient, so weitgehenden Hypothesen als Fundament zu dienen.

Die Theorie vom Kerndualismus bei den Protozoen bewährt ihren Charakter als Arbeitshypothese auch darin, daß sie einem fortwährenden Wechsel unterworfen ist. Wir können hier nicht alle Phasen ihrer Umbildungen schildern, welche sie vor allem in einigen neueren Arbeiten von Hartmann und Prowazek gefunden hat. Es genüge, hier auf die Grundlagen dieser Theorie hingewiesen zu haben.

---

Aber selbst für diejenigen, welche die Theorie von der Doppelkernigkeit der Protozoenzelle angenommen haben, liegt darin kein Grund, in der so ausgestatteten Zelle einen Organismus von höherem Typus zu erblicken. Denn es sind entsprechende Tatsachen für die Zellen der Metazoen behauptet und ähnliche Deutungen an ihnen versucht worden. Wie wir schon oben erwähnten, hat sich aber die Chromidienlehre bei den Metazoen nicht halten lassen, und so ist wohl auch anzunehmen, daß viele der oben erörterten Hypothesen über die Natur der Protozoenzelle, wenn sie ihren Dienst getan haben, wieder spurlos verschwinden.

Dagegen ist vielfach, so vor allem von Whitman und Gurwitsch, auf die Komplikation in Bau und Leistungen der Protozoen hingewiesen worden, um sie als organische Individuen höherer Art gegenüber der Zelle als dem Elementarorganismus zu charakterisieren. Gurwitsch hat ganz mit Recht hervorgehoben, daß wir einen Unterschied zwischen den einfachen Rhizopoden und den kompliziert gebauten Mastigophoren und Infusorien machen müssen. Während erstere, soweit wir die Lebenserscheinungen an ihnen bisher überblicken können, wohl als einzellige Wesen im Sinn von Elementarorganismen aufgefaßt werden können, zeigt ein kompliziertes Infusor, z. B. Stentor oder Stylonychia, dieselbe Unabhängigkeit der den Körper aufbauenden Elemente und ihrer Funktionen, wie wir sie sonst nur bei vielzelligen Organismen zu beobachten gewohnt sind. Wenn wir daher nach morphologischen Gesichtspunkten die von uns als höhere Formen gekennzeichneten Protozoen nach wie vor als einzellige Wesen betrachten, so dürfen wir dabei nicht aus dem Auge verlieren, daß wir sie biologisch nicht als Elementarorganismen bezeichnen können. Nur indem wir die Stufenleiter von „Elementarorganismen" zu solchen zusammengesetzten Organismen innerhalb des Protozoenstammes ins Auge fassen, bezeichnen wir auch diese höchsten Formen als einzellige Tiere.

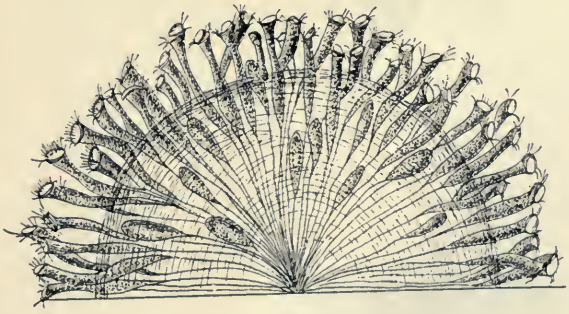


Fig. 272.

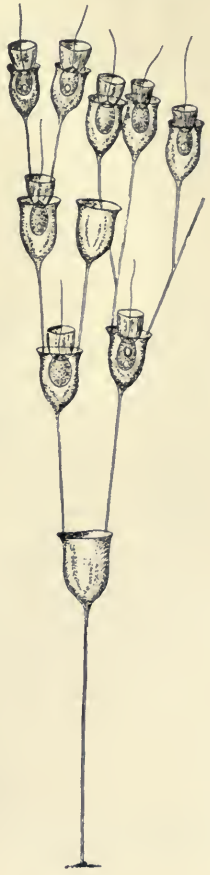


Fig. 273.

Fig. 272. Ophrydium versatile. Kleine Kolonie, an der Unterlage festgewachsen. Die Individuen sind meist aus der Gallertmasse vorgestreckt, können sich aber auf Reiz zurückziehen. Die Stielfäden laufen im Zentrum zusammen. Solche Kolonien können sich vom Grund loslösen, schwimmen frei herum und werden mehr oder weniger kegelförmig. (Nach S. Kent aus Lang.)

Fig. 273. Polioeca dichotoma S. K. (Nach S. Kent aus Lang.)

Und damit kommen wir zu dem dritten der oben bezeichneten Punkte. Nicht nur durch höhere Organisation der Einzelzelle, sondern auch durch Vereinigung von einzelligen Individuen zu einem Zellstock, zu einem Individuum höherer Ordnung sehen wir innerhalb des Protozoenstammes eine Vervollkommnung sich anbahnen.

In allen Gruppen des Protozoenstammes kommt es zur Koloniebildung, indem die einzelligen Individuen sich nach der Teilung nicht voneinander trennen, sondern in einem mehr oder minder engen „Konsortialverhältnis“ miteinander vereinigt bleiben. Diese gewöhnlichen Protozoenkolonien enthalten lauter gleichgeordnete Individuen, welche untereinander nur in einem sehr lockeren Zusammenhang stehen. Oft sind es nur die leblosen Teile des Körpers, Gehäuse, Stiele, Gallertmassen, durch welche sie miteinander verbunden sind.

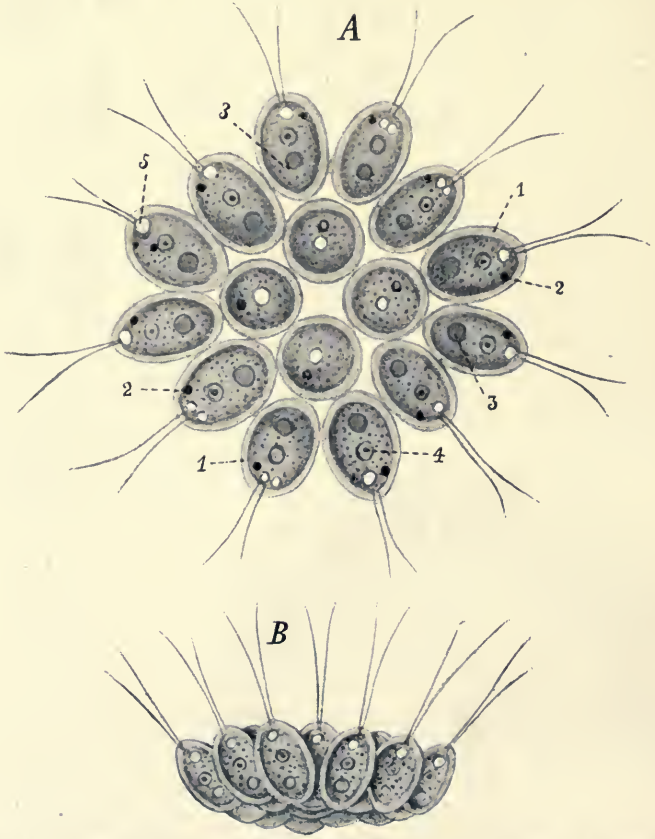



Fig. 274. Gonium pectorale Ehrb. Kolonie von 16 Individuen. A von der Fläche, B von der Seite. *1* Hülle der Einzeltiere, *2* Stigma, *3* Stärkekorn, *4* Kern, *5* kontraktile Vakuole. (Nach Stein aus Lang.)

So ist ein ganz unmerklicher Uebergang vermittelt zu den gesellschaftlich lebenden Formen, welche vielfach ähnlich wie Kolonien wachsen, indem jeweils ein frisch aus einer Teilung hervorgehender Sprößling das Gehäuse verläßt, in welchem das Schwestertier zurückbleibt, während er sich sofort auf der Außenfläche des Gehäuses ansetzt [Cothurnia socialis, Polioeca, Fig. 273, Bicosoeca, Dinobryon]. Die Kolonien pflegen sich auf Unterlagen krustenartig zu verbreiten oder sie wachsen bäumchenartig über die Unterlage in die Höhe. Bei freischwimmenden Protozoen kommt es bisweilen zur Ausbildung

von kugeligen oder unregelmäßig geformten klumpenartigen Kolonien. Stets sind mit der Koloniebildung gewisse biologische Vorteile für die Tiere verbunden; jedes Individuum hat Nutzen von der Arbeit der Bewegungsorgane sämtlicher Koloniegenossen, indem Sauerstoffaufnahme, Nahrungserwerb und eventuell Ortsveränderung ermöglicht bezw. erleichtert wird. Aber in allen ihren Funktionen sind die Einzelindividuen noch vollkommen unabhängig voneinander.

Demgegenüber bedeuten diejenigen Protozoenkolonien, welche ich als Zellstöcke oder Kolonialindividuen unterscheiden möchte, einen wesentlichen Fortschritt. Schon bei manchen der gewöhnlichen Kolonien sehen wir bei den Reaktionen der vereinigten Individuen eine Gemeinschaftlichkeit sich äußern. Die Kolonien mancher Vorticelliden z. B. reagieren als Ganzes auf Reize, welche nur ein einzelnes Individuum treffen. Wird ein Individuum von Carchesium polypinum

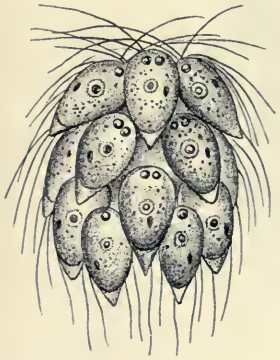


Fig. 275.

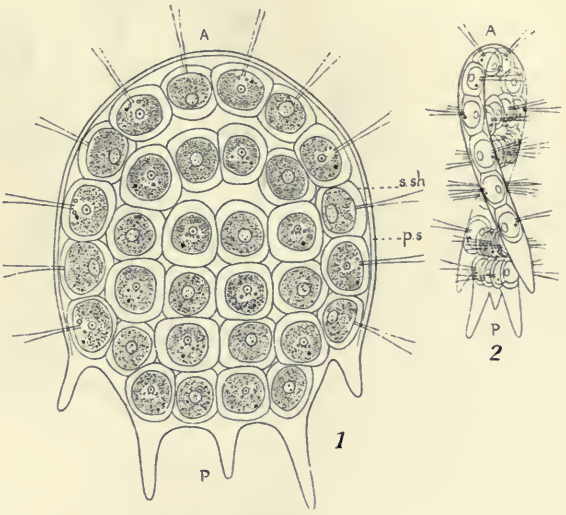



Fig. 276.

Fig. 275. Spondylomorum. (Nach Stein aus Oltmanns.)

Fig. 276. Platydorina. 1 von der Fläche, 2 von der Kante des Stockes gesehen. *A* Vorder-, *P* Hinterende. *s.sh* Wand der Einzelzellen. *p.s* gemeinsame Gallerthülle. (Nach Kofoid aus Oltmanns.)

berührt, so zieht sich die ganze, oft zentimetergroße, aus Hunderten von Individuen bestehende Kolonie zusammen. Das ist bedingt durch den Zusammenhang, in welchem sämtliche Individuen durch ihren Stielfaden stehen.

Bei den typischen Zellstöcken oder Kolonialindividuen tritt uns dagegen die ganze Vereinigung von Zellen wie ein einheitliches Individuum, ein Tier entgegen und nur die unmerklichen Uebergänge, durch welche die höchststehenden unter ihnen mit gewöhnlichen Kolonien verbunden sind, können uns verhindern, Formen, wie z. B. Volvox, ohne weiteres zu den Metazoen zu rechnen. Nicht nur, daß in Wachstumserscheinungen, Reizreaktionen etc. die zahlreichen Zellen des Volvox als fest vereinigte Einheit funktionieren, wir erkennen sogar eine Differenzierung in somatische Zellen und in Keimzellen;

letztere haben ausschließlich (mit oder ohne Befruchtung) für die Fortpflanzung zu sorgen, während erstere zugrunde gehen. Und wie aus Fig. 241, S. 240, hervorgeht, sind die somatischen Zellen alle ganz klein, während die Fortpflanzungszellen eine bedeutendere Größe erreichen.

Innerhalb der Reihe der Volvocaceen sehen wir die Differenzierung fortschreiten von Arten, deren Individuen aus Haufen gleichartiger Zellen gebildet werden (Spondylomorum, Fig. 275), zu solchen

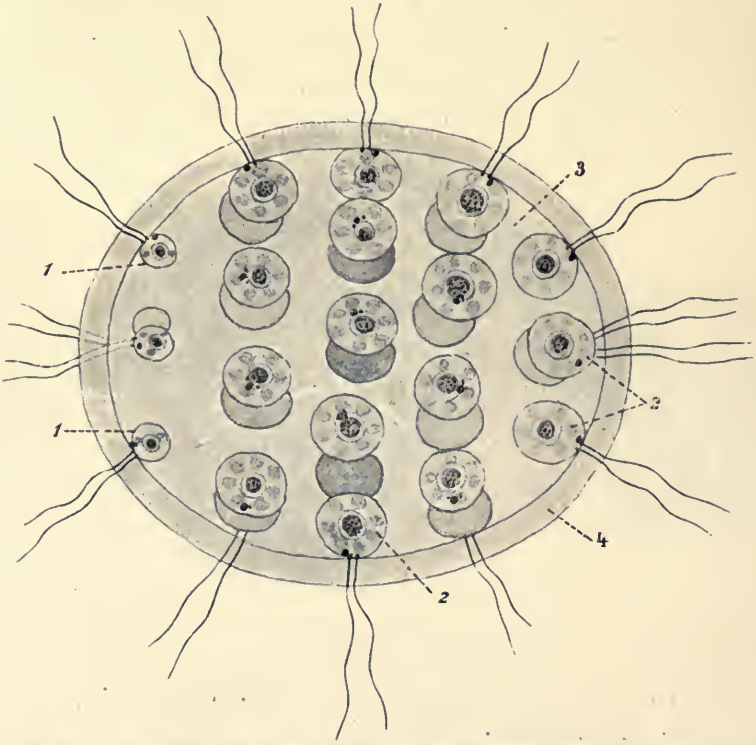



Fig. 277. Pleodorina illinoisensis Kofoid. Längsdurchmesser der Kolonie 100—200 μ. Seitenansicht. Die Individuen sind in 5 Kreisen angeordnet. In den beiden Polarkreisen je 4 Individuen, in den übrigen je 8, im ganzen 32 Individuen, nämlich 4 somatische (unfruchtbare) in einem Polarkreis *(1)* und 28 Fortpflanzungsindividuen *(2)*, *3* gallertige Grundsubstanz, *4* gemeinsame Gallerthülle, durch welche die Geißeln hervortreten. (Nach Kofoid aus Lang.)

mit individuell geschlossener Körperform (Stephanosphaera, Gonium (Fig. 274), Pandorina, Eudorina), ja zu solchen, bei welchen eine Differenzierung der Körperenden, eine eigenartige individuelle Form des Zellstocks resultiert (Platydorina, Fig. 276). Und schließlich gelangen wir zu Formen, bei denen die Verschiedenheit von Keimzellen und Soma durchgeführt ist: bei Pleodorina (Fig. 277) sind fast alle Zellen noch fortpflanzungsfähig, nur 4 sind somatisch, bei Volvox steht einer sehr großen Anzahl von somatischen Zellen (bis zu 22 000) eine kleine Anzahl von Keimzellen gegenüber.

## Theoretisches über die Vermehrung und Befruchtung bei den Protozoen.

Wir haben bei einer großen Anzahl von Protozoen aus allen Klassen dieses Tierstammes die Tatsache kennen gelernt, daß die Individuen sich längere Zeit durch Teilungen fortpflanzen können, daß sich aber stets nach Ablauf eines gewissen Zeitraums Befruchtungserscheinungen zwischen die Teilungen einschieben. Aus diesem regelmäßigen Wechsel hat man auf eine Notwendigkeit geschlossen und dieselbe in Analogie gesetzt zur Neuentstehung des Metazoenindividuums durch die auf die Befruchtung des Eies folgende Entwicklung.

Aus der Beobachtung einzelner Fälle von typischen Befruchtungserscheinungen bei den verschiedenen Protozoengruppen hat man den Schluß gezogen, daß solche bei allen Protozoen vorkommen, und man suchte und sucht bei allen Gruppen nach Anzeichen von sexuellen Vorgängen. Trotz intensiver Forschertätigkeit ist ein solcher allgemeiner Nachweis bisher aber noch nicht geführt worden. Bei allen genauer untersuchten Gregarinen, Coccidien und Hämosporidien, bei den sämtlichen Gruppen der Ciliophoren und bei den höheren, algenähnlichen Flagellaten wurde Kopulation mit Sicherheit als regelmäßige Erscheinung nachgewiesen. Es sind dies die höheren Gruppen der Protozoen. Unter den niederen Gruppen der Protozoen sind einwandfreie Beweise sexueller Vorgänge bisher erst bei den Heliozoen gelungen. Aber weder bei diesen noch bei den Amöben, bei welchen einzelne Fälle von Kopulation beschrieben sind, haben wir sichere Anhaltspunkte dafür, daß geschlechtliche Erscheinungen in einem regelmäßigen Rhythmus auftreten. Weder bei Foraminiferen, noch bei Radiolarien sind geschlechtliche Prozesse einwandfrei nachgewiesen. Dagegen sind solche unter den Rhizopoden wieder bei den höher stehenden Mycetozoen bekannt. Bei allen niederen Flagellaten, speziell den primitiven Chrysomonadinen unter den Phytomastiginen und bei allen Zoomastiginen (Protomonadinen, Polymastiginen und Hypermastiginen) sind sie noch vollkommen unbekannt.

Unsere Kenntnisse über das Vorkommen geschlechtlicher Prozesse bei den Protozoen sind also noch sehr lückenhaft. Trotzdem ist, wenn wir bedenken, wie allgemein verbreitet, Befruchtungsvorgänge im ganzen Organismenreich — unter vielzelligen Pflanzen und Tieren ebenso wie bei den einzelligen Pflanzen — sind, die Theorie durchaus zulässig, daß Fähigkeit zu geschlechtlichen Prozessen, ja eventuell sogar geschlechtliche Verschiedenheit eine der Grundeigenschaften aller Organismen sei. Als theoretische Betrachtungsweise ist eine solche Annahme durchaus zu vertreten und das Suchen nach geschlechtlichen Vorgängen, durch sie angeregt, hat zu vielen sehr wichtigen Entdeckungen geführt. Nicht zu billigen ist es jedoch, wenn Forscher — durch die Theorie verführt — mehr oder minder oberflächliche Andeutungen körperlicher Verschiedenheit der Individuen von Protozoenarten als vollgültige Beweise des Vorkommens geschlechtlicher Vorgänge bei diesen betrachten und bezeichnen.

Es ist dies um so weniger berechtigt, als die Gründe, welche ältere Forscher veranlaßten, eine allmähliche Entwicklung der geschlechtlichen Vorgänge bei den Protozoen anzunehmen,

durchaus nicht widerlegt oder in ihrer Beweiskraft für letztere Theorie entwertet sind. Isogamie wird immer noch als primitiver angesehen, als Anisogamie; die Ausbildung von Gameten und deren allmähliche Differenzierung wird als ein historischer Vorgang betrachtet. Und das geschieht auch von seiten derjenigen, welche die allgemeine Verbreitung der Sexualität bei allen Organismen annehmen. So gut wie Gametenbildung und sexuelle Differenzierung könnten wir nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen den Ursprung der Sexualität an einer bestimmten Stelle des Stammbaums suchen.

Einerlei, ob man allgemeine Verbreitung der Sexualität annimmt oder sie leugnet, wird man sich Vorstellungen über ihre relative oder absolute Notwendigkeit, oder doch über ihre Bedeutung, ihren Nutzen machen. Das ist auch von vielen Seiten geschehen.

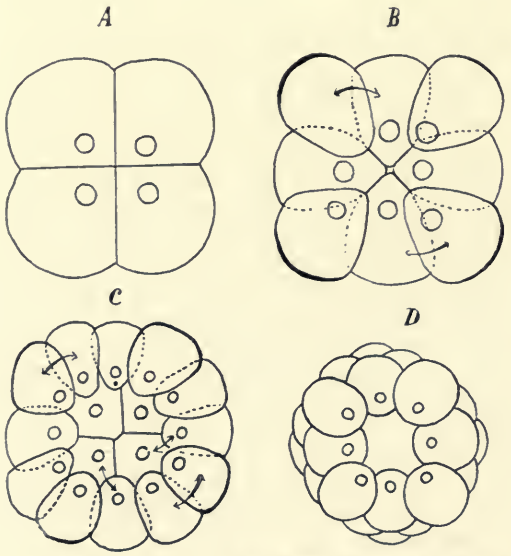



Fig. 278 A—D. Pleodorina illinoisensis Kofoid. 4 Entwicklungs-(Furchungs-)stadien. Polare Ansichten. A 4-Zellenstadium, B 8-Zellenstadium, C 16-Zellenstadium, D 32-Zellenstadium. Die Pfeile geben jeweilen 2 Zellen an, die durch Teilung aus einer Mutterzelle entstanden sind. (Nach Kofoid aus Lang.)

Und zwar zog man zur Erklärung wesentlich teleologische Gedankengänge heran. Weismann hatte zuerst die bestechende und sehr interessante Theorie der (potentiellen) Unsterblichkeit der Einzelligen formuliert. Durch die Teilung der Protozoen-Individuen wird die Substanz derselben in ihrer Gesamtheit auf Nachkommen verteilt, welche eine Kontinuität des Lebens gewährleisten. Kein natürlicher Tod endet das Leben eines Individuums, in seiner Substanz lebt es weiter, wenn auch als erneute Individualität. Seit unendlichen Zeiten vollzieht sich ohne Unterbrechung dieser Vorgang, und er wird in Zukunft fortgesetzt, bis Krankheiten, Katastrophen, räuberische Feinde etc. der Fortpflanzung ein Ziel setzen.

So unterscheiden sich nach Weismanns Ansicht die Protozoen von den Metazoen, deren Keimzelle bei der Entwicklung einen vergänglichen Leib sich erbaut, in welchem sie selbst den Protozoen ähnlich für die Keimzellensubstanz (das Keimplasma) eine Kontinuität durchführt. Auch das Keimplasma ist potentiell unsterblich, während das Soma dem natürlichen Tod geweiht ist. Und dieser natürliche Tod des Leibes der Metazoen ist nach Weismanns Ansicht „eine Zweckmäßigkeitseinrichtung, eine Konzession an die äußeren Lebensbedingungen, keine absolute im Wesen des Lebens selbst begründete Notwendigkeit“. Er ist eine Neuerwerbung bei den Metazoen, welche

an keine Erscheinung in den Lebensvorgängen bei den Protozoen anknüpft.

Diese geistvolle Theorie Weismanns fand beim genaueren Studium der Tatsachen von vielen Seiten Widerspruch. Unzweifelhaft richtig ist jedenfalls seine Gegenüberstellung der potentiell unsterblichen Keimzellen und des sterblichen Körpers bei den Metazoen. Es ist aber seither vielfach angegeben worden, daß bei den Protozoen sich analoge Vorgänge finden, daß Altern und natürlicher Tod auch bei ihnen normale Erscheinungen seien. Und zwar haben sich diese Annahmen ergeben im Zusammenhang mit den Forschungen über die Befruchtungsvorgänge bei den Protozoen.

Während nämlich auf Grund der Weismannschen Anschauung die Befruchtung bei den Protozoen als eine nützliche Einrichtung betrachtet wird, um die Amphimixis, d. h. die Vermischung der Eigenschaften zweier Individuen zu ermöglichen, ist sie auf Grund der Anschauungen von Bütschli, Maupas, R. Hertwig als eine Notwendigkeit zu betrachten, berufen, den Eintritt des natürlichen Todes zu verhüten. Maupas hat zuerst verschiedene Infusorienformen viele Generationen lang gezüchtet; später ist dies dann auch von R. Hertwig, von Joukowsky, Kasanzeff, Calkins, Popoff u. a. ausgeführt worden. Dadurch, daß immer wieder einzelne Individuen isoliert und weitergezüchtet wurden, konnten Zuchten von ca. 450—860 Generationen in fast 2 Jahren kontinuierlichen Züchtens erzielt werden (Calkins). Maupas kam schon zu dem Ergebnis, daß nach einer längeren Reihe von Generationen erst die „Konjugationsreife“ eintritt. Diese Versuche sind in neuester Zeit von Woodruff fortgesetzt worden, welcher 5000 Generationen Nachkommen eines Individuums von Paramaecium aurelia im Verlauf von 8 Jahren züchtete, dabei aber zu wesentlich anderen Resultaten gelangte als seine Vorgänger.

Bütschli hat zuerst in klarer Weise die Ansicht ausgesprochen, daß durch die Lebensvorgänge eine Abnützung, ein Altern der Protozoenindividuen erfolge; der Befruchtungsprozeß bedeute eine Reorganisation, eine Verjüngung der gealterten Zelle. Speziell an Ciliaten hatte man beobachtet, daß nach Ablauf einer längeren Teilungsepoche „die Energie der Lebensäußerungen entschieden sinkt“, daß jedoch durch die eintretende Konjugation „sowohl die Funktionen der Assimilation, wie die des Wachstums und der Teilung wieder gesteigert werden“. Man dachte zunächst für die theoretische Erklärung der Erscheinungen an das Verbrauchtwerden und den Wiederersatz eines bestimmten, zum Ablauf der Lebensvorgänge notwendigen Stoffes.

Degenerative Erscheinungen ließen sich vielfach bei lange gezüchteten Kulturen nachweisen. So ist z. B. das Wimperkleid der Infusorien einer „Abnützung“ unterworfen; bei Stentor, Stylonychia usw. werden Teile des Wimperkleides, z. B. die adorale Spirale, periodisch abgeworfen und erneuert. In sehr alten Kulturen stellen sich Verkrüppelungen der ganzen Tiere und ihres Wimperapparates ein. Auch die Kerne verändern sich; meist wachsen die Hauptkerne sehr stark und zeigen eine Tendenz zum Zerfall. Solche Degenerationserscheinungen wurden als Anzeichen des „Alters“ betrachtet, und da „senile“ Individuen durch den Eintritt der Befruchtung vor dem Tod bewahrt werden und in vielen Fällen eine erhöhte Lebens-

energie und Teilungsfähigkeit zu gewinnen schienen, so wurde der Befruchtungsprozeß als Verjüngungsprozeß bezeichnet; dabei dachte man zunächst vor allem an die Neubelebung der Fortpflanzungsfähigkeit.

Aber bei Versuchen von R. Hertwig an Infusorien (Paramaecium) stellte sich heraus, daß, wenn man Konjugationspaare trennt, ehe die Befruchtung eingetreten ist, die entkonjugierten Individuen sich sehr rasch und kräftig vermehren, während Individuen nach dem normalen Ablauf der Befruchtung und nach der natürlichen Trennung eine erhebliche Verlangsamung der Teilungsschritte erkennen lassen. Derselbe Autor wies ferner darauf hin, daß bei vielen Rhizopoden und Flagellaten auf die Befruchtung eine Cystenruhe folgt mit temporär gänzlich unterdrückter Teilung, so daß die Fälle eigentlicher „geschlechtlicher Fortpflanzung" bei den Protozoen relativ wenig verbreitet sind (Sporozoen, Flagellaten etc. mit besonderen metagamen Teilungen).

So hätten wir den Vorgang bei der Befruchtung nicht als eine Verjüngung mit spezieller Beziehung auf die Auffrischung der Fortpflanzungsfähigkeit zu betrachten, wohl aber vielleicht als einen Reorganisationsvorgang der Zelle.

Was ist es aber, was reorganisiert wird? Offenbar gehen besonders intensive Vorgänge am Kernapparat vor sich. R. Hertwig ist denn auch durch vielerlei Tatsachen dazu geführt worden, im Befruchtungsvorgang eine Regulierung des durch den Lebensprozeß veränderten Massenverhältnisses von Kern und Protoplasma zu erblicken. Die Kernplasmarelation[1]) ist es, welche wiederhergestellt werden muß.

Kern und Protoplasma stehen nach seiner Ansicht in einem bestimmten Massenverhältnis zueinander; dieses ändert sich bei der Funktion der Zelle, indem das Plasma von Teilung zu Teilung durch Assimilation auf das Doppelte heranwächst, während das gleichzeitige Wachstum des Kerns („funktionelles Kernwachstum") hinter dem Plasmawachstum zurückbleibt. Diese Störung der Kernplasmarelation wird in der Regel bei der gewöhnlichen Zellteilung ausgeglichen.

Daß die Teilung nicht eine einfache Folgeerscheinung des Wachstums über die individuelle Größe hinaus ist, wie man früher annahm, beweisen schon solche Fälle, in denen ein Protozoon sich zu Tode teilt, wie z. B. Spirochona gemmipara, welche manchmal bei fortgesetzter Knospung nur einen absterbenden Rest an der Stelle, wo sie festgewachsen ist, zurückläßt. Noch klarer zeigen dies die meisten Fälle von multipler Teilung, die Schwärmer- und Gametenbildung etc. (vgl. S. 188 ff.).

Nach R. Hertwig wird die Teilung vielmehr folgendermaßen bedingt: In der Zwischenzeit zwischen zwei Teilungen wächst der Kern (z. B. bei Infusorien) langsamer als das Plasma. Das hieraus sich ergebende Mißverhältnis zwischen Kern und Plasma (gegenüber der normalen Kernplasmarelation) führt zum Zustand der Kernplasmaspannung. Dieser abnorme Zustand wird ausgeglichen durch ein

---

1) Die Lehre von der „Kernplasmarelation", welche von Hertwigs Schülern Popoff u. a. ausgebaut und lebhaft vertreten wurde, ist sowohl in ihren tatsächlichen Grundlagen als auch in ihren theoretischen Folgerungen von anderer Seite, z. B. von Woodruff, energisch bekämpft worden.

plötzliches Kernwachstum, welches im Gegensatz zum funktionellen Wachstum als das Teilungswachstum des Kerns bezeichnet wird.

Dabei wächst der Kern auf das Doppelte seiner vorherigen Größe an, wodurch das normale Verhältnis wiederhergestellt wird. Dieses wird durch den definitiven Vorgang der Teilung von Kern und Zelle nicht geändert.

Da der Kern aber nicht ganz genau zerteilt wird und noch dazu seine Masse durch funktionelles Wachstum bei fortwährender Lebenstätigkeit der Zelle zunimmt, so entsteht allmählich bei fortgesetzter Kultur eine solche Störung der Kernplasmarelation, daß die Teilung

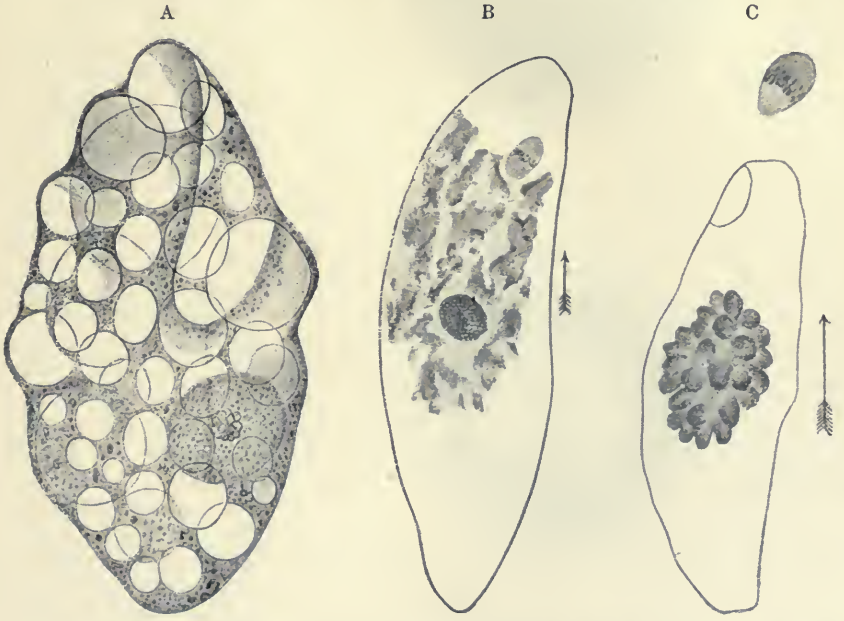



Fig. 279 A—C. Inanitionserscheinungen bei Paramaecium. A und B ganze Tiere, C Umriß des Hauptkerns mit danebenliegendem Nebenkern. Der Pfeil deutet gegen das Vorderende der Tiere. A Stark vakuolisiertes Individuum. B Individuum mit stark vermehrter Makronucleussubstanz, im letzteren ein Binnenkörper. C Umriß des Makronucleus eines Individuums nach langer Hungerperiode mit großem, maulbeerförmigem Binnenkörper im Innern. (Nach Wallengren aus Gurwitsch.)

immer mehr erschwert und schließlich unmöglich gemacht wird. Es tritt in dem Protozoenorganismus ein Zustand ein, welcher nach dem Vorschlag von Calkins als Depression bezeichnet wird.

Die Depression ist charakterisiert durch alle jene Kennzeichen, welche wir oben als sogen. Alterserscheinungen der Protozoenzelle anführten. Es sind infolge des übermäßigen Anwachsens des Kerns alle Funktionen der Zelle zum Stillstand gekommen.

Die Depression kann durch mancherlei Einflüsse beschleunigt oder beseitigt werden. Hunger, Ueberernährung, Temperaturänderungen usw. befördern den Eintritt der Depression. Durch Hunger wird das Wachstum des Kerns ganz enorm befördert, wie Joukowsky, Kasanzeff, Wallengren u. a. gezeigt haben. Hungernde Infusorien zeigen sehr verringerte Körpergröße (Pleuro-

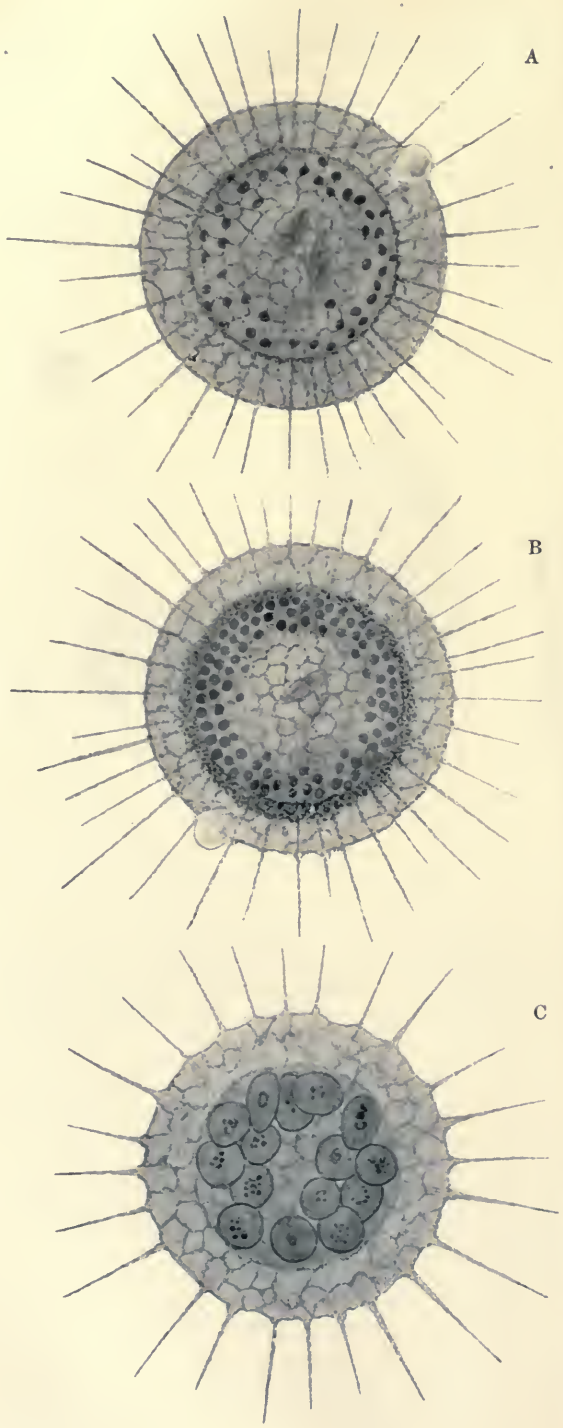



Fig. 280 A—C. Actinosphaerium Eichhorni. A Normales Tier mit normaler Kerngröße und -zahl. B mit sehr vermehrten, aber normal großen Kernen. Bildung von Chromidien, deren Anhäufung an der Grenze von Rinden- und Marksubstanz. C Depressionstypus mit Riesenkernbildung (wenige, große Kerne). (Orig. nach Vorlesungstafel von R. Hertwig.)

tricha lanceolata z. B. nach Joukowsky normal 200 μ, hungernd 30 μ, ja selbst 15 μ). Das Entoplasma und Ektoplasma werden verringert, weniger dicht im Bau und büßen Bestandteile ein; es tritt eine mächtige Vakuolisierung ein. Und vor allem der Kern zeigt oft ein kolossal hypertrophisches Wachstum (bei Paramaecium bildet sich bei längerem Hungern ein eigenartiger Binnenkörper im Hauptkern, Fig. 279). Schließlich kann das Protoplasma nur mehr einen dünnen Mantel um den Kern bilden. Da auch die Cilien leiden, so ist auch die Bewegungsfähigkeit hungernder Infusorien stark herabgesetzt. Kurz, es tritt infolge von Hunger in sehr hohem Grade jene Desorganisation der Zelle ein, welche für die Depression charakteristisch ist.

Aehnliches erfolgt bei Ueberfütterung. So konnte Hertwig bei Actinosphaerium zei-

gen, daß bei längerer Kultur bei Ueberfluß von Nahrung die Tiere in einen Depressionszustand gerieten, wobei die Kerne riesenhaft groß wurden (Fig. 280 C). Solche Kerne geben ihr „Chromatin" (färbbare Substanz) an das Protoplasma ab, jenes wird ausgestoßen und die kernlos gewordenen Tiere gehen zugrunde.

Besonders befördernd auf den Eintritt der Depression ist plötzlicher Wechsel der Existenzbedingungen, plötzliche Temperaturänderungen, rascher Wechsel von Hunger zu Ueberfütterung und umgekehrt.

Depressionen können zum Tod der Protozoen führen, wenn die Zellen nicht eine Selbstregulation durchzuführen vermögen. Eine solche wird befördert durch Aenderung der Ernährungsweise, chemische Reize, mechanische Erschütterung, Temperaturänderungen usw., wie das zuerst Calkins zeigte.

Die Regulation besteht in Abstoßung von Protoplasmateilen oder von Kernbestandteilen. Durch Operation kann man sie auch künstlich herbeiführen. Am deutlichsten ist sie erkennbar an Kernveränderungen; bei Infusorien wird der Hauptkern oft gelappt, Teile werden von ihm abgeschnürt und vom Plasma resorbiert. Bei anderen Formen, z. B. bei dem vielkernigen Actinosphaerium, treten Kernsubstanzen aus den Kernen ins Protoplasma über, und es werden außerdem ganze Kerne aufgelöst und in Chromidien umgewandelt; letztere werden im Plasma in bräunliches Pigment verwandelt und schließlich ausgestoßen. In manchen Fällen lösen die in Depression befindlichen Actinosphärien allerdings ihre sämtlichen Kerne auf, werden zu Chromidialtieren (vgl. Fig. 258 A, S. 258) und gehen zugrunde. Solche Individuen jedoch, bei denen die Vermehrung der Kernsubstanz zur Bildung sehr zahlreicher kleiner Kerne geführt hat (Fig. 280 B), bleiben am Leben und sind zu energischen Lebensäußerungen befähigt.

In der freien Natur scheinen die extremen Depressionszustände und die daraus resultierenden Regulationserscheinungen, sowie die Degenerationen, welche zum Tode führen, zu den Ausnahmen zu gehören, während sie bei den in Kultur gehaltenen Protozoen infolge der Ueberernährung oder anderer ungünstiger Bedingungen häufig sind.

Das gilt wenigstens für freilebende Formen; bei parasitischen Protozoen, welche ja meist in einem Ueberfluß von Nahrung leben, kommen scheinbar Depressionszustände und damit zusammenhängende Zelldegenerationen häufiger vor. Von den meisten Untersuchern solcher Formen sind Fälle pathologischer Entwicklung und von Degeneration beschrieben worden. So hat z. B. Schaudinn bei Cyclospora caryolytica Makrogameten beschrieben, deren Reduktionskerne sich vermehren, ohne daß der Gametenkern befruchtet worden wäre, worauf unter Pigmentbildung eine anormale Entwicklung eintritt und die Makrogameten zugrunde gehen (Fig. 281), ohne Sporen gebildet zu haben.

Wahrscheinlich sind die sog. Rossschen Körper ebenfalls hier heranzuziehen. Es sind das Körper von wechselnder Form und Größe, welche am Darm von mit Proteosoma infizierten Culexarten oder von Anophelesarten, welche mit Plasmodiumarten behaftet sind, auftreten. Sie entstehen aus den Zygoten, indem diese oder Teile ihres Inhalts von einer braunen Masse umhüllt werden; in manchen Fällen sind es halb entleerte Zygoten, welche die Mehrzahl ihrer Sporozoiten schon entlassen haben, in anderen Fällen sind es im Lauf der Entwicklung degenerierte Zygoten.

Bei den unter natürlichen Verhältnissen lebenden Protozoen scheint Depression meist in mäßigerem Grade aufzutreten und dann durch gewisse normal stets wiederkehrende Maßregeln reguliert zu werden. Als eine dieser Maßregeln wird die Encystierung angesehen, bei welcher

Kern und Protoplasma Ausgleichungen erfahren. Die wichtigste dieser Maßregeln ist aber nach der Ansicht Hertwigs und anderer Autoren die Befruchtung.

So hängt die Lehre von der Kernplasmarelation mit der Theorie der Befruchtung zusammen. Der physiologische Tod ist nach dieser Auffassung eine notwendige Folge der Lebenserscheinungen, er ist bedingt durch die Störung der Kernplasmarelation. Die Kontinuität des Lebens kann nur durch die Befruchtung dauernd gesichert werden. Die Protozoen, welche periodisch normalerweise in die Gefahr des natürlichen Todes geraten, werden vor ihm durch die Befruchtung gerettet.

R. Hertwigs Ideengang ist der folgende: In Kulturen gehaltene „Actinosphärien und alle daraufhin untersuchten Infusorien (Paramaecium, Dileptus, Oxytricha, Frontonia) zeigen Perioden, in denen sie stark fressen und entsprechend stark wachsen und sich vermehren. Mit den Futter- und Vermehrungsperioden alternieren Zeiten, in welchen Nahrungsaufnahme und Vermehrung vollkommen pausieren.“ Diese Depressionszustände sind zunächst leicht und können

Fig. 281 A—C. Degeneration in Makrogameten von Cyclospora caryolytica. A Starke Vermehrung der Reduktionskerne, B Degeneration, C Pigmentbildung und Schrumpfung. (Nach Schaudinn.)

durch einfache Maßregeln (z. B. Auflösung von Kernteilen) geheilt werden, sie werden immer schwerer und können schließlich, wenn der Tod nicht eintreten soll, nur durch eine eingreifende Umwälzung des Kernapparates reguliert werden. Eine solche erfolgt bei den Infusorien bei der Konjugation. In tiefer Depression befindliche Infusorien sind daher konjugationsbedürftige Tiere. Aus der Konjugation gehen sie nach einer vollkommenen Umwälzung des Kernapparates als Individuen mit normaler Kernplasmarelation hervor: wiederum fähig zu einer langen Serie von Teilungen und zu allen Funktionen des Zelllebens.

Ganz ähnlich wie bei den Infusorien sind die Vorgänge bei den anderen Protozoen zu deuten.

Diese Lehre Hertwigs hat sich als heuristische Hypothese sehr bewährt und zu einer Anzahl wertvoller Untersuchungen geführt. Doch ist sie nicht unbestritten geblieben, und erst die Zukunft wird lehren, ob sie wirklich geeignet ist, uns tiefere Einblicke in den Zusammenhang der Lebenserscheinungen zu verschaffen.

Von ganz anderen Gesichtspunkten ausgehend, hat Schaudinn versucht, eine Theorie der Befruchtung zu formulieren. Er stützte seine Anschauungen vorwiegend auf den morphologischen Befunden, während R. Hertwig in den physiologischen

Vorgängen die wichtigste Stütze seiner Theorie findet. Schaudinn nahm bekanntlich an, daß die Trypanosomen zweikernig seien, da er den Blepharoplast für einen Kern hielt. Er machte ferner die ebensowenig bestätigte Annahme, daß es männliche und weibliche Trypanosomen gäbe, welche nach vielen vegetativen Teilungen sich differenzierten und zur Befruchtung schritten. Die männlichen Individuen erblickte er in kleineren, dünneren Formen mit großem Blepharoplast, kleinem Kern, großer Geißel, wenig Plasma und wenig Reservesubstanzen; als Weibchen deutete er Individuen von größeren Dimensionen, mit kleinerem Blepharoplast, großem Kern, kurzer Geißel, reichlichem, reservestoffreichem Plasma. Die sexuelle Differenzierung sollte von indifferenten Formen ausgehen, welche in allen genannten Eigenschaften in der Mitte stünden, und sollte sich im Laufe der vegetativen Teilungen bemerkbar machen.

Im Grunde genommen wären nach seiner Anschauung alle Individuen zwittrig. Die Grundlage hierzu vermutete er in der Organisation der Kerne. In jedem der Kerne (Zellkern und Blepharoplast) nahm er zwei Komponenten an, welche später von seinen Schülern als lokomotorische und trophische Komponente bezeichnet wurden. Ueberwiegen der ersteren sei charakteristisch für männliche, der letzteren für weibliche Individuen. Im Verlauf der vegetativen Teilungen gewinne allmählich bei einer Gruppe von Individuen, den männlichen, die lokomotorische Komponente, bei anderen, den weiblichen, die trophische Komponente die Oberhand. Er glaubte nun, daß diese Gegensätze sich bei den Befruchtungserscheinungen ausgleichen.

Diese Ideen wurden teils noch von Schaudinn selbst, teils von seinen Schülern auf alle Protozoen, ja auch über diese hinaus ausgedehnt und gaben zu einer Fülle mehr oder weniger phantastischer Hypothesen Anlaß. Die Mehrzahl derselben und auch Schaudinns eigene Theorie wurden aber wohl allgemein aufgegeben, da ihnen die wichtigste Basis fehlt: die von Schaudinn zu ihrer Grundlage gemachten Beobachtungen sind bisher unbestätigt geblieben und beruhen wohl sicher auf falscher Kombination ungenügenden Materials.

Immerhin handelt es sich um einen geistreichen Einfall, deren Grundzug sich mit der Wirklichkeit berühren mag: nämlich die Annahme, daß in den Protozoen im Verlauf der vegetativen Fortpflanzung sich Differenzen einstellen, welche bei der Befruchtung ausgeglichen werden.

Hier begegnen sich nun die Theorien Hertwigs und Schaudinns. Auch für Schaudinn ist die Befruchtung eine notwendige Erscheinung, „ein für das Leben des Organismus nicht zu entbehrender Prozeß. Die innere Differenz der Kerne, und damit der ganzen Zellorganisation, die durch die äußeren Lebensbedingungen und durch die in den Organismen selbst gelegenen Unvollkommenheiten während des vegetativen Lebens nach den beiden Extremen der überwiegend vegetativen, weiblichen und der überwiegend animalischen, männlichen Formen führt, bewirkt eine Hemmung der Vermehrungsfähigkeit der Zelle; der Organismus würde zugrunde gehen, wenn nicht die Möglichkeit eines Ausgleichs der physiologischen Einseitigkeiten bestünde. Diesen Ausgleich der Extreme, die Schaffung wieder vermehrungsfähiger, indifferenter Formen, bei denen die vegetativen und animalischen Funktionen sich noch die Wage halten, bewirkt die Befruchtung“ (Schaudinn).

Beide Theorien zeigen uns insofern kausale Zusammenhänge, als sie verständlich machen, daß Zellen infolge von Veränderungen bei normalem Lebenslauf unfähig zu weiterer Fortpflanzung und zu weiterem Funktionieren werden müssen. Sie erklären auch, inwiefern durch die Befruchtung die zum Weiterleben geeignete Zellkonstitution wiederhergestellt wird. Nun aber zeigen beide Theorien eine Lücke, indem sie mit einer teleologischen Folgerung schließen: die funktionsunfähigen Zellen sind befruchtungsbedürftig, und daher tritt die Befruchtung ein.

Durch Vereinigung der Hauptpunkte beider Theorien mit Gedankengängen, welche vor Jahren Bütschli (angeregt durch Gespräche mit Askenasy) entwickelt hat, ist nach meiner Meinung eine dritte Theorie zu entwickeln, welche die Erscheinungen der Zellteilung und Befruchtung der Analyse erschließt.

Ich kann diese Theorie an dieser Stelle nur in ihren Umrissen andeuten. Alle lebenden Zellen bestehen hauptsächlich aus zwei Gruppen von lebenswichtigen Substanzen, von denen die eine von leichtflüssiger Konsistenz hauptsächlich die Bewegungserscheinungen (bei Zell- und Kernteilung, wie bei Lokomotion) vermittelt, während die andere Gruppe, aus zähflüssigen oder festen Substanzen bestehend, das Betriebsmaterial für die Leistungen der Zelle liefert.

Da nun bei den Teilungen der Zellen nie eine mathematisch genaue Verteilung der Substanzen auf beide Deszendenten erfolgen wird, so wird bei fortgesetzter Teilung eine Häufung der Ungleichheiten sich herausstellen. So würden mit der Zeit Individuen entstehen, welche gegensätzlich ausgebildet wären, indem die einen

reicher an Reservesubstanz (weiblich), die anderen reicher an Bewegungssubstanz (männlich) wären. Bütschli dachte an größeren Reichtum für erstere an Chromatin, für letztere an Kerngerüstsubstanz. Vielleicht abstrahieren wir aber besser von morphologisch definierten Zellbestandteilen und nehmen nur an, daß jeder der beiden Typen von Zellen, die eine der Substanzgruppen angereichert enthält, deren Mischung die Lebenserscheinungen ermöglicht. So wäre zunächst (ähnlich wie durch die Schaudinnsche Theorie) erklärt, wie es kommt, daß sich normalerweise stets Männchen und Weibchen in annähernd gleichem Zahlenverhältnis finden. Wenn in der Zellteilung schon die Ursache ihrer Entstehung gegeben ist, so müssen aus einem indifferenten Protozoon annähernd so viel männliche und weibliche Individuen hervorgehen, wie Zellteilungen erfolgen. Auch wird verständlich, warum erst nach Ablauf von mehreren oder zahlreichen Zellteilungen die Differenzierung sich bemerkbar macht.

Ferner wäre aber ein Weg zum kausalen Verständnis des Zustandekommens der Befruchtung gegeben. Indem die beiden Sorten von Gameten Substanzen in sich aufgehäuft enthalten, welche chemisch miteinander intensiv reagieren, werden sie eine Anziehung aufeinander ausüben, die auf Grund physikalisch-chemischer Gesetze zu verstehen ist. Die gleiche chemische Differenz, welche die Formverschiedenheit bedingt, würde auch die Ursache der Vereinigung der Gameten im Befruchtungsakt darstellen.

Das alles sind natürlich Hypothesen, deren Basis zum Teil nicht einmal sehr fest begründet ist. Gerade in den letzten Jahren hat die durch diese Hypothesen angeregte und geförderte Forschung viele Tatsachen festgestellt, welche ihnen nicht günstig sind.

Neuere Untersuchungen haben unter anderem festgestellt, daß die Depressionen pathologische Zustände sind, welche nicht im Lebensprozeß bedingt sind. Sie lassen sich vollkommen vermeiden. Das gilt wenigstens für die schweren Depressionszustände, welche mit vollkommener Teilungsunfähigkeit und Absterben der Kultur endigen. Jennings, Enriquez und vor allem Woodruff haben Infusorienstämme monate- und jahrelang gezüchtet, ohne daß Depressionszustände eingetreten wären. Dabei war es nicht einmal nötig, durch stimulierende Mittel, wie Calkins es getan hat, die Depressionen zu überwinden. Auch Konjugation trat nicht als regulierender Faktor auf. So konnte z. B. Woodruff eine Kultur, die von einem einzigen Individuum ausging, 8 Jahre lang (seit 1. Mai 1907) durch etwa 5000 Generationen fortsetzen; diese Kultur lebt jedenfalls heute noch und vermehrt die Zahl ihrer Generationen immer weiter. In ihr hat sich kein Anzeichen von Degeneration gezeigt, obwohl sie anfänglich allerdings in wechselnden Nährlösungen, später konstant in 0,025-proz. Fleischextraktlösung gezüchtet wurde. Sie erfuhr keinerlei Stimulationen, da schwere Depressionen niemals wahrnehmbar waren. Konjugation konnte niemals eintreten, da die Zuchttiere jeden Tag isoliert und allein weitergezüchtet wurden. Es ließ sich aber beweisen, daß die Tiere nicht etwa einer selten konjugierenden Rasse angehörten; denn eine von der 4102. Generation abgezweigte Massenkultur ging alsbald in Konjugation über.

Immerhin zeigten sich bei der Kultur deutliche rhythmische Schwankungen in der Vermehrungsintensität, welche wohl mit den von Hertwig beschriebenen „kleinen Depressionen“ übereinstimmen. Während bei normaler Zimmertemperatur ein normal gebautes Paramaecium aurelia in 24 Stunden durch drei Teilungsschritte 8 Nachkommen liefert, treten nach 40—50 Teilungsgenerationen alle 25 bis 30 Tage Perioden verlangsamter Fortpflanzung ein, während deren nur je eine Teilung in 36 Stunden erfolgt. Es zeigte sich durch zahlreiche Versuche, daß äußere Einflüsse, besonders Temperatur und Nahrung, den Teilungsrhythmus stark beeinflussen. Aber sie haben

gar keinen Einfluß auf die periodische Verlangsamung der Teilung. Die Perioden langsamer Teilung treten auch unter nach allen Seiten absolut konstanten äußeren Bedingungen in regelmäßigem Intervall auf.

Woodruff und Erdmann konnten nun neuerdings nachweisen, daß die Perioden verlangsamter Teilung zeitlich zusammenfallen mit dem Zerfall des Hauptkerns und einer Rekonstruktion des gesamten Kernapparats, welche in manchen Punkten sehr an die Vorgänge bei der Konjugation erinnert. Der Hauptkern entleert seinen Inhalt aus der Membran; die so entstehenden färbbaren Kugeln und die Kernmembran werden später auf Tochtertiere neuer Teilungen verteilt und allmählich von diesen resorbiert. Aus den beiden Nebenkernen entstehen durch Teilungen zwei Gruppen von je 4, von denen jeweils drei zugrunde gehen. Von den beiden übrig bleibenden wird entweder je einer auf ein Tochtertier verteilt; vielleicht geht auch der eine noch zugrunde. Jedenfalls entstehen einkernige Tiere, welche außer diesem einen Nebenkern nur mehr Trümmer des alten Hauptkerns enthalten. Durch Teilungen des Nebenkerns entstehen wieder deren 4, von denen zwei Nebenkerne bleiben, während die beiden anderen 2 Hauptkernanlagen (Placenten, vgl. S. 206) liefern. Diese werden durch eine anschließende Teilung des Tiers auf zwei Tochtertiere verteilt; die hierbei schon verringerte Zahl von Trümmern des alten Hauptkerns wird bei anschließenden Teilungen durch Verteilung auf die Tochtertiere immer weiter vermindert. Sind sie schließlich ganz resorbiert, so ist das Ende des ganzen Prozesses und der normale Teilungsrhythmus wieder erreicht.

Woodruff und Erdmann bezeichnen diesen ganzen Prozeß als Endomixis und reihen ihn in die Reihe der parthenogenesisähnlichen Erscheinungen ein, wobei sie als Kennzeichen von Parthenogenesis nur „Entwicklungserregung“ betrachten. Sie scheinen aber doch den ganzen Vorgang nicht als einen „geschlechtlichen“ zu betrachten; ausdrücklich betonen sie, daß die Zelle aus eigener Kraft zur Reorganisation befähigt sei; sie haben kein Anzeichen einer Autogamie zwischen den beiden Nebenkernen gefunden, und eine Reduktion auf den haploiden Chromatinbestand bei dem bleibenden Nebenkern wird nur aus der Vierteilung der Nebenkerne erschlossen.

Die wichtigen Beobachtungen, die wir ausführlich besprachen, sind vorläufig noch nicht in ihrer Bedeutung für die Lehre von der Sexualität der Protozoen zu durchschauen. Woodruff hält jedenfalls die Selbstregulationsfähigkeit der Paramaeciumzellen für einen Beweis der Unsterblichkeit der Protozoen im Sinne Weismanns. Er zieht auch aus ihr den Schluß, daß die Konjugation nichts zur Lebenserhaltung unbedingt Notwendiges sei.

Dagegen wendet sich R. Hertwig, welcher an der Lehre festhält, daß der Tod durch den Ablauf der Lebensvorgänge der Zelle unabänderlich bedingt sei. Er hält von ihm selbst beobachtete Vorgänge bei Paramaecium aurelia, welche im Grundzug den von Woodruff und Erdmann beobachteten gleichen, für ein sicheres Anzeichen echter Parthenogenesis; er fand nämlich Reorganisationsstadien einzelner Tiere, bei denen Haupt- und Nebenkerne Veränderungen zeigten, welche sich im Gegensatz zu den Woodruffschen Beobachtungen eng an die Erscheinungen bei Konjugation anschlossen. Auch scheint ihm Autogamie nicht ausgeschlossen; jedenfalls be-

trachtet er den ganzen Reorganisationsprozeß sozusagen als einen rudimentären geschlechtlichen Vorgang.

Mir scheint die ganze Frage an der Hand des vorliegenden Materials auch nicht annähernd klärbar. Es liegt sehr nahe, anzunehmen, daß die Infusorien mit ihrem komplizierten Kernapparat einen Spezialfall darstellen, dessen Bedeutung von uns noch nicht vollkommen erkannt ist. Trypanosomen, Amöben und andere niedere Protozoen lassen sich durch noch viel mehr Generationen hindurch züchten, als die Infusorien, ohne daß, soviel bisher bekannt ist, Perioden der Teilungsunfähigkeit eintreten, außer solchen, welche auf äußere Einflüsse zurückführbar sind. Es wäre also durchaus möglich, daß die hohe Organisation der ciliaten Infusorien die besonderen Erscheinungen bei ihnen bedingen. Aehnlich wie bei den Metazoen, könnte bei ihnen Abnützung gewisser Teile des Körpers eine Reorganisation nötig machen, welche bei niedriger stehenden Protozoen unnötig wäre. Auch für das Unsterblichkeitsproblem könnten sie einen Uebergang vom typischen Protozoenzustand zu den Verhältnissen der Metazoen darstellen.

Vollkommen willkürliche Auslösung sexueller Vorgänge ist bisher bei Protozoen nicht nachgewiesen. Zwar haben Hertwig und seine Schüler bei Infusorien und Actinosphaerium durch Wechsel der Ernährung und durch Temperaturen sexuelle Erscheinungen herbeigeführt. Enriquez und Zweibaum geben an, bei Infusorien durch Behandlung mit wachstumhemmenden Salzen oder durch andere Mittel Konjugation herbeigeführt zu haben. Aber in allen diesen Fällen handelt es sich nicht um sorgfältig kontrollierte Rassen, deren normale Lebensrhythmen bekannt gewesen wären. Die Versuchsresultate sind daher nicht beweisend.

Das ist um so mehr zu betonen, wenn wir die Angaben von Jennings ins Auge fassen, welcher bei Paramaecium caudatum verschiedene Rassen unterscheidet, die sich in der Konjugationstendenz und in den Konjugationsintervallen sehr voneinander unterscheiden. Während die eine Rasse in jahrelanger Kultur kaum zur Konjugation kam, ist eine andere alle 2—3 Wochen leicht zur Konjugation zu veranlassen. Die gleichen Maßregeln, z. B. Hunger, dann reichliches Futter, dann von neuem Hungern, welche bei manchen Rassen ohne weiteres die Konjugation auslösen, sind bei anderen vollkommen wirkungslos.

Bei vielen in kurzen Intervallen kopulierenden Protozoen sehen wir bestimmte äußere Einflüsse die Vorgänge der sexuellen Vereinigung äuslösen: man denke nur an die Kopulation der Malariaparasiten im Moskitomagen. Aber auch in solchen Fällen ist die Vorbereitung zur Bildung der Gameten schon lange vorher eingeleitet, wobei höchst wahrscheinlich innere Faktoren die Hauptrolle spielen. So können wir auch bei all den obenerwähnten Experimenten das zufällige Zusammentreffen der äußerlichen Beeinflussung mit einer schon eingeleiteten Vorbereitung zum Sexualakt nicht mit Sicherheit ausschließen. Auch die Versuche von Erdmann, welche willkürlich sexuelle und „apogame“ Formen von Amoeba diploidea erzeugt zu haben glaubt, sind technisch und in den Prämissen durchaus nicht einwandfrei.

Ob wirklich die Regulation der Zellorganisation, wie bei den Infusorien, auch bei anderen Protozoen mit den Kopulationsvorgängen

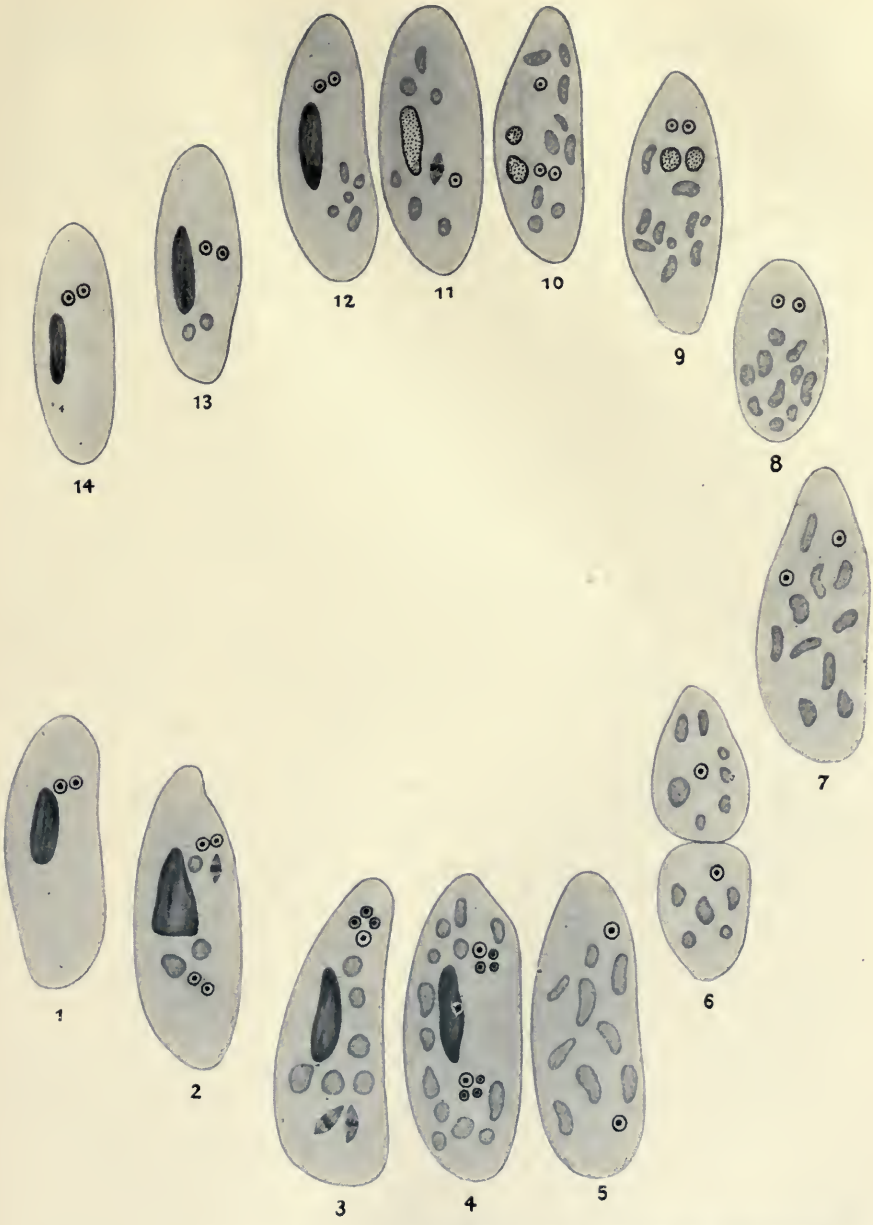



Fig. 282. Schematische Darstellung der periodischen Reorganisationsprozesse bei Paramaecium aurelia. 1—5 Absteigende Phase des Vorgangs (Zerstörung des Hauptkerns, Entstehung von 8 Nebenkernen). 6—9 „Klimax" (Tiere ohne Hauptkern, nur mit Trümmern des alten und eventuell reduzierten Nebenkerns). 10—14 Aufsteigende Phase (aus Anlagen, welche bei der Teilung verteilt werden, entstehen neue Hauptkerne). Weißer Kreis mit Punkt: normaler Nebenkern. Grauer Kreis mit Punkt: zugrunde gehender Nebenkern. Dunkelgraue Körper: alter und neuer Hauptkern. Hellgraue Körper: aus dem alten Hauptkern austretende färbbare Massen. Punktierte Körper: Hauptkernanlagen. Dazu Nebenkernspindeln in einzelnen der Tiere. (Nach Woodruff und Erdmann etwas abgeändert.)

regelmäßig eng verknüpft ist, ist nicht erwiesen. Daß andere Bedingungen Sexualakte einleiten können, zeigen z. B. die Beobachtungen von Enriquez, daß ähnlich, wie dies Jennings bei gewissen Rassen von Paramaecium beobachtete, auch bei anderen Infusorien die Zahl der Generationen zwischen zwei Konjugationen sehr gering sein kann. Bei Chilodon beobachtete er sogar, daß frisch entkonjugierte Tiere, ohne sich vorher geteilt zu haben, von neuem zur Konjugation schritten. Aehnliches hat z. B. Baitsell bei Stylonychia festgestellt.

Auch über die Bedeutung, welche die Amphimixis der Gameten für die Variabilität der Art hat, können bestimmte Aussagen noch nicht gemacht werden. Jennings hat allerdings sorgfältige Untersuchungen zur Klärung dieser Frage durchgeführt. Er fand, daß Tiere, welche die Konjugation regelrecht durchgemacht haben, nicht nur — wie dies schon Hertwig und Maupas angegeben hatten — sich langsamer teilen und ihren Nachkommen eine geringere Teilungsrate vererben, als Individuen, welche man in den ersten Stadien der Konjugation getrennt und dadurch an der Durchführung geschlechtlicher Prozesse gehindert hat, — sondern er konnte sogar feststellen, daß letztere eine größere Lebensfähigkeit besaßen als erstere. Die meisten aus „Exkonjuganten" gezogenen Kulturen vermehrten sich schlecht und gingen bald zugrunde; die aus getrennten „Prokonjuganten" gezüchteten Kulturen jedoch gediehen viel besser. Auch Baitsell fand bei seinen Kulturen von Stylonychia, daß oft nach der Konjugation die ganzen Kulturen ausstarben. Er nimmt an, daß die zu gleichmäßigen Kulturbedingungen die Degeneration herbeiführten, welche auch durch die Konjugation nicht beseitigt werden konnte.

Jennings schließt daher, daß die Konjugation keinerlei Bedeutung im Sinn der Verjüngungstheorien habe und kehrt in der Hauptsache zu Weismanns Annahme zurück, daß die Bedeutung der Amphimixis in der Steigerung der Variabilität liege. Da die Konjugation durch einen Wechsel der Existenzbedingungen ausgelöst wird, schaffen die durch sie entstehenden Varianten die Möglichkeit zum Ueberleben der Art, selbst bei so scharfer Auslese, wie er sie bei den gegen äußere Einflüsse vielfach so wenig widerstandsfähigen Exkonjuganten seiner Kulturen beobachtete. Aber auch gegen seine Resultate lassen sich gewichtige Einwände erheben, und so wie Jollos z. B. getan hat, betonen, daß die nach der Konjugation auftretende Variabilität sich in seinen Versuchen fast ausschließlich auf eine Herabsetzung der Teilungsrate bezieht, die auch durch pathologische Einflüsse bedingt sein könnte; sie macht nach den Versuchsprotokollen jedenfalls nicht den Eindruck einer durch „Kombination" erzeugten neuen Erbqualität. Andererseits sprechen Versuche von Jollos für das Auftreten neuer „Kombinationen", nämlich relativ giftfester Rassen nach der Konjugation.

Wie auf vielen Gebieten der Protozoenkunde zeigt sich auf demjenigen der theoretischen Fortpflanzungs- und Befruchtungslehre das Erfahrungsmaterial noch nicht hinreichend groß und geklärt, um eine einheitliche Auffassung und die Formulierung von Gesetzen zu ermöglichen.

## Urzeugung, Artbegriff, Variation und Vererbung bei den Protozoen.

In den Anfängen der Protozoenforschung sah man in der Formenfülle dieser kleinen Organismen die Folge ihrer wechselnden, unbeständigen Konstitution. So wie man glaubte, daß eine Protozoenart leicht aus nicht organisierter Materie entstehen könne, so dachte man sich den Uebergang einer Art in die andere als ein täglich sich wiederholendes Ereignis; die kompliziertesten Formen sollten mit den einfachsten und andererseits auch mit höheren Tieren aufs engste zusammenhängen und in sie übergehen können. Im Laufe der Zeit hat man sich davon überzeugt, daß die Protozoen als Arten ebenso konstant sind, wie die höheren Organismen, und daß manche Arten heute genau noch ebenso aussehen, wie vor Tausenden von Jahren.

Diese Ueberzeugung wurde weniger aus der Untersuchung und Vergleichung rezenter und fossiler Protozoen gewonnen, als aus den Ergebnissen länger fortgesetzter Züchtung lebender Protozoen.

Schon Pasteurs Forschungen hatten gezeigt, daß die primitiven Anschauungen jener Zeit über die Urzeugung der Protozoen unrichtig waren. Die Tiere, welche in organischen Flüssigkeiten, in Infusionen, auftreten, sind nicht aus deren gelösten organischen Bestandteilen neu entstanden, sondern sie haben sich aus den überall mit dem Staub etc. verbreiteten Dauerzuständen, vor allem den Cysten entwickelt. Wenn die Flüssigkeiten durch Erhitzung oder andere Mittel keimfrei (steril) gemacht und so erhalten werden, daß keine Keime aus der Luft in sie gelangen können, dann entwickelt sich kein Leben in ihnen. Näheres über die Cystenbildung und die Entwicklung aus Cysten findet sich weiter unten im Kapitel über die Biologie der Protozoen. Die Idee einer fortgesetzten Urzeugung ist also aufgegeben worden, wenn auch an dem Postulat einer einstmals erfolgten Urzeugung meist festgehalten wird. Dabei wird angenommen, daß die ersten Lebewesen zwar den Protozoen nahestanden, daß sie aber jedenfalls niedriger organisiert waren, als die jetzt lebenden Protozoenarten, welche jeweils eine lange Geschichte hinter sich haben.

Wie für die anderen Organismen, so wird auch für die Protozoen vorausgesetzt, daß sie im Laufe dieser Geschichte Veränderungen erfahren, eine phylogenetische Entwicklung durchgemacht haben. Ueber die Phylogenie der Protozoen gibt es mancherlei Vorstellungen, denen es aber vollkommen an realen Grundlagen fehlt. Vor allen Dingen bietet uns die Paläontologie wenig Anhaltspunkte für den Werdegang der rezenten Protozoenarten.

Es ist verständlich, daß wir nur von denjenigen Protozoen, welche Skelettgebilde aus fester Substanz ausscheiden, fossile Reste kennen. Solche Reste sind vor allem von Rhizopoden aus den Ordnungen der Foraminiferen und Radiolarien beschrieben worden.

Ganz außerordentlich reich ist die Formenfülle der fossilen Foraminiferen, welche schon in den ältesten Formationen auftreten; in diesen sind sie allerdings relativ spärlich nachgewiesen. Vom Karbon ab tritt uns aber eine Unmenge von Arten und Gattungen entgegen; sehr foraminiferenreiche Formationen sind ferner Jura, Kreide, Tertiär. Die fossilen Foraminiferen treten oft in gewaltigen

Massen auf, so daß mächtige Kalksteinschichten zum größten Teil aus ihren Schalen zusammengesetzt sind.

Eine viel geringere Rolle spielen die fossilen Radiolarien, obwohl auch sie gesteinbildend auftreten, so in dem jungtertiären Tripelgestein von Caltanisetta in Sizilien. Wie bei den Foraminiferen, handelt es sich auch bei den Radiolarien teils um Ablagerungen aus Seichtwasser, teils um solche aus der Tiefsee.

Sonst sind nur wenige fossile Protozoenreste bekannt, welche auf Flagellaten (Coccolithophoriden, Silicoflagellaten), auf Infusorien (Tintinniden) und auf Heliozoen zurückzuführen sind.

Die fossilen Radiolarien und Foraminiferen gehören zum Teil zu Gattungen, welche rezent nicht mehr vorkommen und früher oder später ausgestorben sind. Andere Gattungen scheinen sich jedoch seit den ältesten Zeiten unverändert erhalten zu haben (Spirillina, Lagena).

Wir gewinnen jedoch aus dem Studium der fossilen Protozoenreste wenig Anhaltspunkte für die Ableitung der rezenten Formen in ihrer Gesamtheit. Zwar lassen sich für einzelne Gruppen, besonders der Foraminiferen, wohl geschlossene Stammreihen aufstellen, auch aus ihrer Betrachtung Andeutungen wichtiger Gesetzmäßigkeiten erkennen, wie solche z. B. Rhumbler aufgezeigt hat; für die Ableitung der großen Gruppen der Protozoen sind wir aber gänzlich auf recht vage Hypothesen angewiesen.

---

Die Protozoen sind in demselben Sinn als Arten konstant, wie dies die höheren Tiere sind. Langdauernde Beobachtung und statistische Untersuchung zeigt jede Art als innerhalb gewisser Grenzen variabel. Untersuchen wir eine größere Anzahl Individuen der gleichen Protozoenart, so stellen wir fest, daß sie in gewissen Eigenschaften voneinander abweichen, daß sie variieren, so wie die höheren Organismen auch variieren. Messen wir z. B. die Hauptdimensionen des Infusors Paramaecium, so erhalten wir eine Variationsreihe, welche mit sehr großen Individuen (310 μ Länge) beginnt und mit sehr kleinen (42 μ Länge) endigt (Fig. 285). Dabei stellt sich aber heraus, daß von den verschiedenen Größenkategorien sehr verschiedene Individuenzahlen vorkommen. Es sind von den Tieren mit den mittleren Maßen die meisten vorhanden, während besonders große und besonders kleine Individuen selten vorkommen. Es läßt sich also wie für andere Organismen auch für jede Protozoenart eine Galtonsche Variationskurve aufstellen. Und das gilt, wie für die Größenverhältnisse, für alle Eigenschaften, welche sich in Zahlen ausdrücken lassen.

Untersuchen wir aus der freien Natur stammende Individuen der gleichen Protozoenart, z. B. beliebige, aus der gleichen Gegend herrührende Exemplare von verschiedener Abstammung, also eine sogenannte Population, so wird es in den meisten Fällen sehr schwer sein, sich ein Urteil über die Ursachen der Variation zu bilden.

So finden wir z. B. bei dem Foraminifer Peneroplis pertusus gelegentlich unter den an einem Ort lebenden Exemplaren eine Menge von Individuen, welche in der Form der Schale von dem normalen Durchschnittstier stark abweichen. In Fig. 284 stellt C die Form dar, in welcher das Tier am häufigsten vorkommt, A, B und D sind Variationen, welche zum Teil so sehr vom Typus abweichen, daß man versucht sein könnte, sie als selbständige Arten zu bezeichnen, wenn

man sie nicht durch kontinuierliche Uebergänge mit der typischen Form verbunden fände. Was diese Art veranlaßt, in dieser Weise gelegentlich zu variieren, ist vorläufig noch ganz rätselhaft.

Ebensowenig wissen wir über die Ursachen der großen Variabilität der Radiolarien, auf welche schon Haeckel nachdrücklich hingewiesen hatte, und welche neuerdings Haecker genauer zu untersuchen begonnen hat. Da kommen Variationen der Form, der Größe etc. besonders an den Skeletteilen vor, die zum Teil wohl auf äußere Einflüsse zurückzuführen sind. Doch wissen wir über die gestaltenden Ursachen noch nichts Positives.

In manchen Fällen gelingt es nun, mit mehr oder weniger großer Klarheit zu zeigen, daß die Variation durch äußere Ursachen, durch die Lebensver-

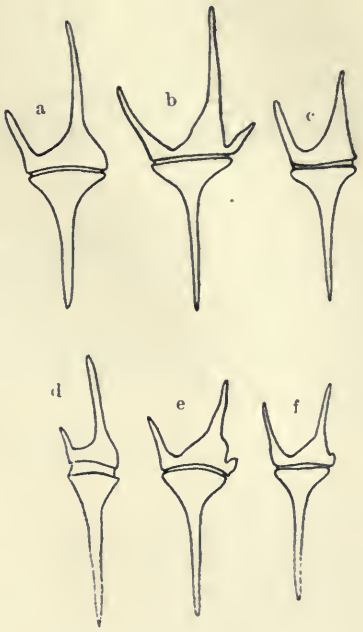



Fig. 283. Lokal- und Temporalvariationen von Ceratium hirundinella. a—c aus dem Furesee. a vom 27. Mai, b vom 15. Juli, c vom 21. Oktober. d—f aus dem Sorösee. d vom 5. Mai, e vom 3. Juli, f vom 18. September jeweils eines Jahres. Vergr. ca. 600. (Nach Wesenberg-Lund.)

hältnisse des Protozoons, bedingt ist. So hat neuerdings Wesenberg-Lund nachgewiesen, daß bei Ceratium hirundinella eigenartige Variationen in Umriß und Dimensionen im gleichen Süßwasserbecken

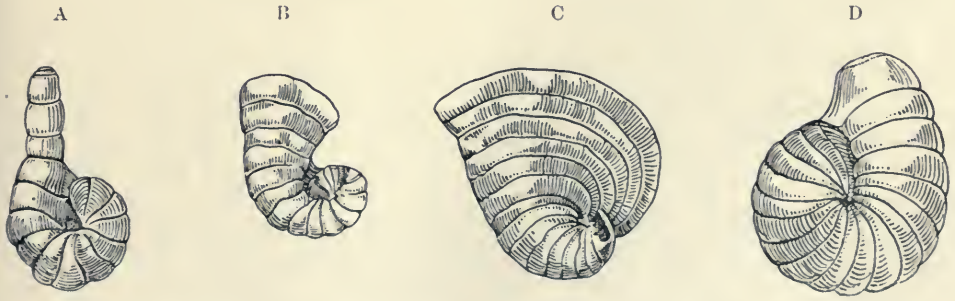



Fig. 284 A—D. Schalenvariation bei Peneroplis pertusus Forsk. (A—C nach Dreyer, D nach Carpenter.)

vorkommen, welche eine deutliche Beziehung zu den Jahreszeiten zeigen (Fig. 283). Das zeigt sich z. B. in der Bildung eines vierten Horns, Vergrößerung des Winkels zwischen den Hörnern, Größenveränderungen der Hörner und Ausbildung feiner Stacheln auf der

ganzen Oberfläche im Sommer, wodurch man sich die Schwebfähigkeit erhöht denkt, an welche bei höherer Temperatur infolge der geringeren inneren Reibung des Wassers größere Anforderungen gestellt werden. Solche Beobachtungen hat auch List an Tümpelbewohnern gemacht. Aehnliche Variationen sind bei marinen Peridineen von Schütt, Schimper, Chun, Carsten beobachtet worden, und es ist bei denselben ersichtlich gewesen, daß gewisse Beziehungen zu Temperatur und Salzgehalt des Wassers vorliegen müssen. Andere mit den äußeren Bedingungen zusammenhängende Variationen sind im biologischen Teil erwähnt.

Man hat sich gewöhnt, solche Variationen als Standortsvarietäten zu bezeichnen, obwohl in den meisten Fällen der Einfluß der äußeren Lebensbedingungen nur vermutet wird, nicht erwiesen ist. Einige Fälle sind etwas genauer studiert worden; so haben Schaudinn und Doflein bei einigen Thekamöben und Foraminiferen gefunden, daß durch Zusammensetzung des Mediums und durch die Art der Ernährung die Schale stark beeinflußt, eventuell ganz weggezüchtet werden kann (bei Calcituba, Trichosphaerium, Chlamydophrys, Pyxidicula).

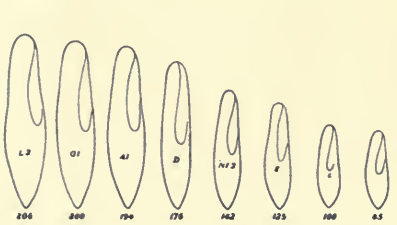


Fig. 285.

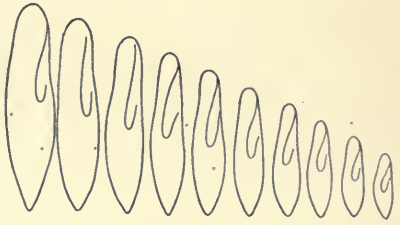


Fig. 286.

Fig. 285. Umrisse der 8 Rassen von Paramaecium caudatum. Unter jedem Umriß ist der Mittelwert für die Länge der betreffenden Rasse in μ angegeben. (Vergr. 170.) (Nach Jennings.)

Fig. 286. Variation bei einer der Rassen von Paramaecium caudatum, deren Individuen in der Länge zwischen 80 und 250 μ variieren. (Rasse D in Fig. 285 und 287.) Vergr. 170. (Nach Jennings.)

Sehr deutlich ergab sich der Einfluß der äußeren Bedingungen bei Versuchen, welche Jennings an Paramäcien durchführte. Er konnte feststellen, daß die Art der Fütterung die Variationskurve der Tiere verschiebt. Nicht nur schwankten, je nach der Behandlung, die Mittelwerte für die Länge der Tiere zwischen 73 und 200 μ, für die Breite zwischen 16 und 84 μ, sondern es zeigte sich auch, daß der Betrag der Variabilität durch Wechsel in den Lebensbedingungen gesteigert, durch Konstanz jedoch vermindert wird.

Die Unterschiede in Form und Organisation, welche unter verschiedenen Lebensbedingungen bei Protozoen auftreten, sind oft so bedeutend, daß sie den Gedanken nahelegen können, daß die Artgrenzen bei diesen niederen Organismen sich leichter verwischen als bei den höheren. Man konnte daran denken, durch geeignete Zucht eine Art in eine andere umzuwandeln.

Der nächstliegende Weg zu diesem Zweck schien durch die Selektionslehre gewiesen. So versuchte man denn durch konsequente Auslese extreme Formen zu züchten. Die Grundlage zu den Versuchen bildete eine genaue Untersuchung der Variabilität der gewählten Proto-

zoenart Paramaecium caudatum. Dabei erhielt Jennings Resultate, welche sich aufs engste denjenigen anschließen, welche Johannsen bei höheren Pflanzen gewonnen hatte.

In einer Population von Paramäcien, also z. B. einem beliebigen aus der Freiheit gezüchteten Stamm, fanden sich Größendifferenzen der Individuen zwischen 310 und 45 μ. Diese Zahlen drücken nun aber, wie die Zuchtversuche ergeben, nicht die Grenzen aus, zwischen denen sich die Dimensionen der Nachkommen jedes Paramäcienindividuums der Stammkultur bewegen können. Nicht von

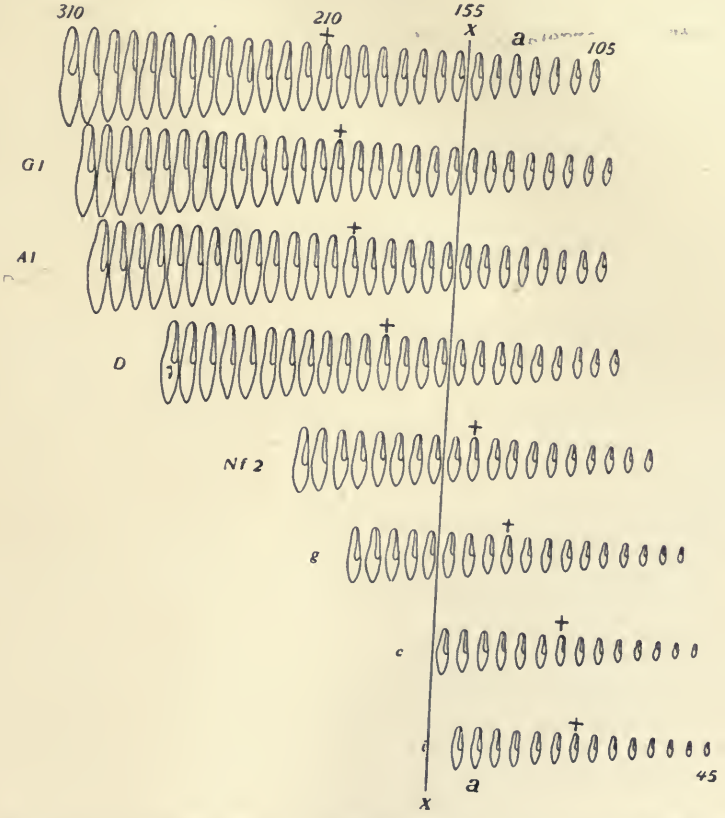



Fig. 287. Uebersicht über die 8 Rassen oder reinen Linien von Paramaecium caudatum, welche Jennings aus einer Population züchtete. Die Linie xx gibt den Mittelwert für das Längenmaß der ganzen Population an, bei den + liegen die Mittelwerte der einzelnen Rassen. Größe in μ, Vergr. 43. (Nach Jennings.)

jedem kann man ganz kleine oder ganz große Nachkommen erzielen. Die Kultur ist vielmehr ein Gemenge von einzelnen Rassen, deren jede ihre selbständige Variationskurve besitzt. Jennings wählte aus seiner Stammkultur einzelne Individuen heraus und züchtete deren Nachkommenschaft jeweils vollkommen isoliert. Durch lange fortgesetzte sorgfältige Zuchten gelang es ihm nun, acht Rassen oder reine Linien nachzuweisen, deren Variabilität so konstant war, daß ihr Mittelwert durch viele Generationen hindurch gleich blieb. Früher

hatten schon Gruber bei Stentor und neuerdings Popoff solche konstant ihre Größe vererbende „Rassen“ bei Protozoen beobachtet.

In Fig. 285 sind die Maßverhältnisse der 8 von Jennings gezüchteten Rassen von Paramaecium angegeben. In jeder Rasse waren die Individuen wiederum variabel, wie das Fig. 286 für eine dieser Rassen angibt.

Wenn man die verschiedenen Rassen unter denselben Bedingungen züchtet, so bleibt bei allen der Mittelwert der Variationskurve konstant. Aendert man die Lebensbedingungen, so treten bei den verschiedenen Rassen korrespondierende, parallele Veränderungen ein. Die Rassen sind also sehr konstant, sie sind nicht durch das Auftreten von Standortsvarietäten vorgetäuscht, haben mit solchen zunächst gar nichts zu tun.

Die Variation in den einzelnen Rassen ist so erheblich, daß es Individuen mittlerer Größe gibt, denen man es gar nicht ansieht, welcher Rasse sie angehören. Nur die Zucht und die auf Grund vieler Nachkommen aufgestellte Variationskurve entscheidet, welcher Rasse ein solches Individuum entstammte. Die Uebersicht über die 8 Rassen in Fig. 287 veranschaulicht dies Verhältnis besser, als Worte dies könnten. Jede wagrechte Reihe gibt die Variationsreihe einer der 8 Rassen; dabei sind die gleich großen Individuen in senkrechten Reihen untereinander angeordnet.

In der ganzen Population schwanken die Längenmaße der Individuen zwischen 310 und 45 μ, der Mittelwert der ganzen Population, beträgt 155 μ und ist durch die senkrechte Linie zwischen x und x angedeutet. Jede Rasse hat ihren eigenen Mittelwert, der jedesmal durch + angedeutet ist. Während die größte Rasse zwischen 310 und 105 μ schwankt, liegen die Maße der kleinsten zwischen 148 und 45 μ.

Es wurden Versuche gemacht, durch Auslese einen konstanten Typus von ganz großen oder ganz kleinen Individuen zu gewinnen. Aber die Selektion blieb vollkommen vergeblich; es gelang nur, die großen und kleinen Rassen zu isolieren, deren Variation konstant den gleichen Mittelwert behielt. Innerhalb der „reinen Linie“ bleibt die Selektion also ohne jeden Erfolg. Große Individuen aus einer „reinen Linie“ produzieren Nachkommenschaft vom selben Mittelwert der Größe wie die kleinen Individuen. Das Resultat, daß bei der Selektion schließlich stets doch wieder ein Rückschlag auf den Mittelwert erfolgt, stimmt also vollkommen mit den Erfahrungen überein, welche Johannsen u. a. bei höheren Organismen gemacht haben.

Innerhalb der reinen Linie ist die Variation, wie die Versuche ergeben, durch den Einfluß äußerer Bedingungen verursacht. Diese Variationen infolge von Ernährung etc. sind aber nicht erblich. Ebensowenig sind, wie Versuche von Mc Clendon und Jennings ergaben, Verstümmelungen und Deformationen vererbbar. Sie übertragen sich zwar bei der Teilung meist eine Reihe von Generationen lang auf das eine oder beide Tochtertiere (je nach der Lage am Körper), verschwinden aber im Verlauf der weiteren Teilungsvorgänge vollkommen.

Wie bei höheren Organismen, so kommen auch bei Protozoen spontane, kongenitale, durch innere Bedingungen verursachte Variationen vor. Auf solche sind ja vielleicht auch die Rassen oder reinen Linien selbst zurückzuführen. Derartige Variationen können erblich

sein. Sie entsprechen dann denjenigen Variationen, welche man in der neueren Zeit nach dem Vorbild von de Vries bei den höheren Organismen gewöhnlich als Mutationen bezeichnet. Solche sind bei den Protozoen auch wiederholt beschrieben worden; sie sind als solche bezeichnet worden, da sie das eine Merkmal der sogenannten Mutationen der höheren Organismen, die sprungweise Variation, erkennen ließen; d. h. sie waren in gewissen Merkmalen so sehr von den typischen Individuen ihrer Art verschieden, daß die kontinuierlichen Uebergänge fehlten, welche für die gewöhnliche fluktuierende Variation charakteristisch sind. So hat Haecker bei Radiolarien Mutationen dieser Art beschrieben, und Kofoid hat bei Peridineen sehr eigenartige Vorkommnisse festgestellt, welche er den Mutationen zurechnet. Diese Fälle sind alle nur gelegentliche Beobachtungen, denen das wichtige Kriterium, nämlich der experimentelle Nachweis der Vererbung, fehlt. In den von Kofoid beobachteten Fällen liegt allerdings eine Verknüpfung besonderer Art vor, bei welcher wir auch ohne Kultur die Vererbung konstatieren können. Marine Ceratien bilden nämlich vielfach bei der Teilung, indem die Individuen aneinander hängen bleiben, längere oder kürzere Ketten, in denen die Abstammung der Individuen durch ihre Aufeinanderfolge gekennzeichnet ist (Fig. 288 A). In solchen Ketten fand nun Kofoid manchmal von einem Individuum zum nächsten einen solchen Variationssprung, daß er den Betrag erreichte, welcher sonst als genügend erachtet wird, um Arten voneinander zu trennen (Fig. 288 B).

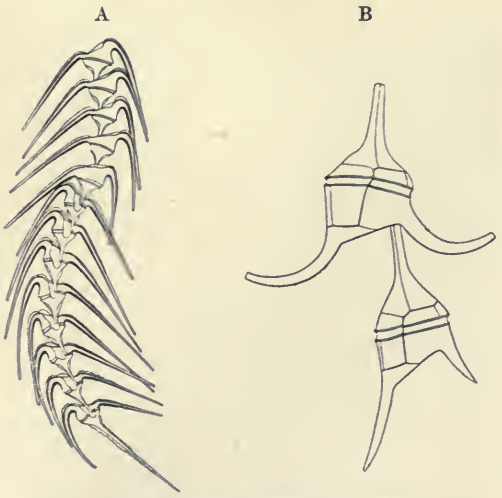



Fig. 288. A Kettenbildung bei Ceratium vultur. Lauter normale Individuen. B „Mutation“ bei Ceratien. Oben C. Ostenfeldi, unten C. californiense. (Nach Kofoid.)

Es muß aber betont werden, daß eine andere Deutung dieser Befunde naheliegt. Es ist sehr wohl möglich, daß während des Wachstums der Kette dieselbe in andere Lebensbedingungen geriet, so daß eine Abänderung durch äußere Ursachen erfolgte. Wenn die in der Kette auf den ersten „Mutanten“ folgenden Nachkommen desselben seine neuen Eigenschaften geerbt zu haben scheinen, so kann dies dadurch vorgetäuscht sein, daß die Kette zunächst unter den entsprechenden, die Abänderung herbeiführenden äußeren Bedingungen weiterwächst.

Als Mutationen wurden schließlich auch die eigenartigen Umwandlungsprodukte pathogener Trypanosomen bezeichnet, welche bei Behandlung der infizierten Wirbeltiere mit verschiedenen Medikamenten entstehen. Ehrlich hatte zuerst gezeigt, daß pathogene

Trypanosomen (z. B. Tr. Brucei, gambiense etc.) bei der Behandlung des sie beherrschenden Wirtstieres mit einem Arsenpräparat, dem Atoxyl, sich unter Umständen in eine atoxylfeste Rasse umwandeln können.

Dieser merkwürdige Vorgang geht in folgender Weise vor sich: Wenn das Blut des Wirtstieres mit Trypanosomen überschwemmt ist, so injiziert man die geeignete Dosis von Atoxyl. Die Folge ist ein plötzliches massenhaftes Absterben der Trypanosomen in dem kranken Tier. Die Krankheit scheint geheilt, die Trypanosomen verschwinden vollkommen aus dem Blut. Nach einiger Zeit beginnen sie jedoch wieder aufzutauchen, sie vermehren sich stark und erfüllen von neuem das Blut. Die Krankheit rezidiviert. Das ganz unerwartete und merkwürdige Merkmal der Trypanosomen des Rezidivs ist nun aber, daß sie für das gleiche Medikament, welches ihre Vorfahren beim ersten Anfall prompt abtötete, unempfindlich geworden sind. Sie sind jetzt atoxylfest.

Entsprechende Beobachtungen wurden bei Behandlung mit anderen Arsenverbindungen, organischen Farbstoffen (Trypanrot, Parafuchsin, Tryparosan), verschiedenen anderen Benzidinfarbstoffen, ferner Tartrat und anderen Antimonverbindungen gemacht. Es entstanden jeweils arzneifeste Trypanosomenstämme. Auch bei Spirochäten wurden analoge Resultate erzielt. Wie gegen Arzneien, so wurden die Stämme auch gegen spezifische Sera fest.

Die Arzneifestigkeit eines Trypanosomenstammes blieb selbst nach 400-maliger Passage durch normale Mäuse (ohne erneute Behandlung mit dem Medikament) erhalten. Auch die serumfesten Stämme vererben ihre Resistenz dauernd weiter.

Es ist also bei diesen Protozoenformen eine neue Eigenschaft aufgetreten, und dieselbe wird durch Vererbung dauernd auf Nachkommen übertragen. Wie hat man sich die Entwicklung der neuen Rasse zu denken?

Es kann wohl kein Zweifel darüber herrschen, daß bei der Entstehung der neuen Rasse Selektion mit im Spiel ist. Die erste Phase des ganzen Vorgangs ist ja durch eine enorme Dezimierung der Trypanosomen charakterisiert. Aus einigen wenigen Individuen, welche in den inneren Organen — etwa Milz oder Knochenmark — von dem allgemeinen Sterben verschont geblieben sind, wird die neue Ueberflutung des Blutes hergeleitet. Diese Individuen müssen sich wohl von vornherein in irgendwelchen Eigenschaften von den gewöhnlichen Individuen, aus denen sie durch den Kampf gegen das Medikament ausgelesen wurden, unterschieden haben. Es findet also wohl sicher eine Selektion auf Grund der natürlichen Variation statt.

Wir können aber kaum annehmen, daß jeweils die geeigneten Varianten in der das Blut erfüllenden Population von Trypanosomen vorhanden sind, welche derart angepaßt sind, daß sie dem Atoxyl, dem Trypanrot, dem Tartrat etc. widerstehen können. Es handelt sich bei diesen Medikamenten zum Teil um Mittel, welche von Menschen künstlich fabriziert sind und in der freien Natur nicht vorkommen. Wir können unmöglich annehmen, daß in der Variationskurve der Trypanosomen die jeweils für sie angepaßten Varianten stets zur Stelle sind.

Wir müssen uns vielmehr vorstellen, daß bestimmte Individuen die Fähigkeit haben, in ihren Körper, in ihre organische Substanz

Bestandteile des Medikaments aufzunehmen, und daß sie infolgedessen irgendeine Veränderung erfahren, welche uns in Form der Anpassung erkennbar wird, und welche sich auf ihre Nachkommen vererbt. Es handelt sich also um willkürlich vom Menschen erzeugte neue Rassen von Protozoen mit bei der Teilung erblichen neuen Charakteren.

Immerhin scheint es sich hierbei um nichts anderes als um „Dauermodifikationen“ im Sinne Baurs zu handeln. Gonder hat gefunden, daß die Giftfestigkeit der besprochenen Trypanosomenrassen verloren geht, wenn sie gezwungen sind, eine Passage durch den Ueberträger, die Rattenlaus, zu machen (vgl. hierzu den Abschnitt über Trypanosoma Lewisi im speziellen Teil). Dies muß nicht notwendigerweise durch einen geschlechtlichen Vorgang im Ueberträger, wie Gonder annimmt, verursacht sein. Jedenfalls zeigt es, daß die Giftfestigkeit nur eine „somatische“ Eigenschaft war, welche die Erbmasse des Tiers nicht berührte. So konnte denn auch in manchen Fällen gezeigt werden, daß die Giftfestigkeit nicht „jahrelang“, wie bei den Ehrlichschen Versuchen hielt, sondern daß sie nach einer Anzahl von Tierpassagen zurückging oder gar verschwand. Braun und Teichmann z. B. beobachteten die allmähliche Rückkehr serumfester Trypanosomen zu den Eigenschaften des Ausgangsstammes im Verlauf von 63 Tierpassagen.

Dasselbe gilt von Dauermodifikationen, welche Jollos bei Paramäcien erhielt, die er an arsenige Säure gewöhnte. Gewöhnliche Modifikationen traten in seinen Kulturen sowohl bei Wärme- als auch bei Gifteinwirkung auf; solche Kulturen, welche eine Temperatur oder eine Giftkonzentration zu ertragen gewöhnt worden waren, die weit das normale Maximum übertraf, verloren diese Widerstandsfähigkeit sehr schnell, wenn sie wieder unter normalen Bedingungen gezüchtet wurden. Auch die bei arsengewöhnten Paramäcien beobachteten Abweichungen in Form und Größe verschwanden dann alsbald. Es traten aber auch arsenfeste Stämme auf, welche nach Ueberführung in normale Kulturbedingungen — also ohne erneute Einwirkung von arseniger Säure — die Arsenfestigkeit viele Monate lang beibehielten, um sie dann allerdings (nach 7 Monaten) ganz allmählich zu verlieren. Schneller geht dieser Verlust vor sich, wenn die Tiere einem schroffen Wechsel der Temperatur- und Ernährungsbedingungen ausgesetzt werden. Noch mehr wird der Verlust der Arsenfestigkeit durch eintretende Konjugation beschleunigt. Es handelt sich also in diesem Fall um eine typische Dauermodifikation.

Als solche Dauermodifikationen sind wohl auch die zuerst von Werbitzki gezüchteten blepharoplastlosen Trypanosomen zu betrachten. Auch bei ihnen sollen, nachdem sie monatelang ohne Blepharoplasten gezüchtet wurden, diese spontan wieder auftreten.

Dagegen glaubt Jollos bei Paramaecium eine echte Mutation beobachtet zu haben: eine spontan in einer bei 31° C gezüchteten Kultur aufgetretene, in den Körpermaßen kleinere Rasse von P. caudatum, welche im Gegensatz zur Ausgangsform bei 39° C gezüchtet werden konnte. Sie behielt diese Eigenschaft viele Monate lang, selbst unter den verschiedensten Lebensbedingungen und verlor sie auch nach erfolgter Konjugation nicht.

Diese Versuchsergebnisse legen die Vermutung nahe, daß Mutationen oder andere Variationen, welche sich bei der Zucht in reiner Linie vererben, durch äußere Einflüsse herbeigeführt werden können.

Die Trypanosomen und andere parasitische Protozoen können uns auch in anderer Beziehung wichtige Aufschlüsse über die Gesetze der Art- und Rassenbildung bei den Protozoen liefern. Wenn wir bedenken, wie weitgehend die offenbar erworbenen Anpassungen der Parasiten an ihre Wirte, wie fein ihre Reaktionen auf die spezifischen Widerstandskräfte einander sehr nahestehender Arten und Rassen der Wirtstiere sind, wenn wir ferner beachten, daß die feinen Unterschiede physiologischer oder biologischer Art bei einander morphologisch sehr nahestehenden Arten von parasitischen Protozoen mit einer großen Konstanz vererbt werden, so müssen wir diese Formen für ein ergiebiges Feld für Forschungen über Variation und Artbildung halten. Welch wichtige Ergebnisse verspricht z. B. die Untersuchung der Frage, ob nicht manche der einander morphologisch so nahestehenden Parasitenarten, z. B. unter den Trypanosomen in reinen Linien sich fortpflanzende Rassen, ähnlich den Paramäcienrassen Jennings', sind, bei denen wir jedoch die Entstehung der Rasse willkürlich beeinflussen können.

So sehen wir denn, daß die großen Fragen der modernen Biologie auch bei den Protozoen vielfach in Angriff genommen worden sind; noch sind nicht allzuviel positive Resultate erzielt, aber für die Zukunft versprechen die leicht zu züchtenden, rasch sich vermehrenden und leicht experimentell zu beeinflussenden Protozoen der exakten Forschung wichtige Ergebnisse.

---

## Wichtigste Literatur
### zum Kapitel über
## die Fortpflanzung der Protozoen.

Als Literatur für alle in der nachfolgenden Liste bezeichneten Abschnitte kommen auch hier wieder die in Liste auf S. 72 unter No. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 und auf S. 138 unter No. 70, 71, 73 bezeichneten Lehrbücher in Betracht.

### 1. Teilung.


190. **Bütschli, O.,** *Ueber die Entstehung des Schwärmsprößlings der Podophrya quadripartita. In: Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Vol. 10. 1876. p. 287.*
191. **Cienkowski, L.,** *Ueber einige Rhizopoden und verwandte Organismen. In: Arch. f. mikr. Anat. Vol. 12. 1876. p. 15.*
192. **Doflein, F.,** *Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Ueber Myxosporidien. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat Vol. 11. p. 281.*
193. — *Ueber den Teilungsvorgang bei den Süßwasserthalamophoren (mit speziellen Angaben über Pyxidicula, Pseudodifflugia und Cochliopodium). In: Sitzber. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. München 1907.*
194. **Hertwig, R.,** *Ueber Mikrogromia socialis, eine koloniebildende Monothalamie des süßen Wassers. In: Arch. f. mikr. Anat. Vol. 10. Suppl. 1874.*
195. — *und* **Lesser, E.,** *Ueber Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Ibid. 1874. Suppl.*
196. — *Ueber Podophrya gemmipara, nebst Bemerkungen zum Bau und zur systematischen Stellung der Acineten. In: Morpholog. Jahrb. Vol. 1. 1876. p. 20.*
197. — *Ueber den Bau und die Entwicklung von Spirochona gemmipara. In: Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Vol. 11. 1877. p. 149.*
198. **Schaudinn, F.,** *vgl. No. 91, S. 139.*
199. — *vgl. No. 28, S. 73.*
200. **Schewiakoff, W.,** *vgl. No. 38, S. 74.*
201. **Schulze, F. E.,** *Rhizopodenstudien. I u. II. In: Arch. f. mikr. Anat. Vol. 10. 1874. — III, IV, V. Ibid. Vol. 11. 1875. — VI. Ibid. Vol. 13. 1877.*

202. **Wallengren, H.,** *Zur Kenntnis des Neubildungs- und Resorptionsvorganges bei der Teilung der hypotrichen Infusorien. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Vol. 15. 1901. p. 1.*

## 2. Kernteilung.

203. **Borgert, A.,** *Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von Aulacantha scolymantha. I. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Vol. 14. 1900. p. 203. II. in: Arch. f. Protistenk. Vol. 14. 1909. p. 134.*
204. **Bütschli, O.,** *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. In: Abhandl. der Senckenberg. Naturf. Gesellsch. Vol. 10. 1876.*
205. **Chatton, E.,** *Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les Amoebiens. Faits et théories. In: Arch. Zool. expér. (5) Vol. 5. 1910. p. 267.*
206. **Doflein, F.,** *Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. IV. Amöbenstudien. 1. In: Arch. f. Protistenk. Suppl.-Bd. 1907. p. 250.*
207. **Hartmann, M.,** *Die Konstitution der Protistenkerne. 1911. Jena.*
208. — **und Hammer,** *Untersuchungen über die Fortpflanzung der Radiolarien. In: Sitzb. Ges. Nat. Fr. Berlin 1909.*
209. **Haecker, V.,** *Ueber Chromosomen- und Sporenbildung bei Radiolarien. In: Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. z. Lübeck. 1907.*
210. **Hertwig, R.,** *Ueber die Kernteilung von Actinosphaerium Eichhorni. In: Jenaische Zeitschr. Vol. 17. 1884. p. 490.*
211. — *vgl. No. 15. S. 73.*
212. — *vgl. No. 30. S. 74.*
213. — *Ueber Kernteilung bei Infusorien. In: Sitzber. d. Gesellsch. f. Morphol. und Physiol. Vol. 3. 1887.*
214. — *Ueber Karyokinese bei Actinosphaerium. In: Sitzber. der Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. München. Vol. 13. 1897. p. 36.*
215. **Keuten, L.,** *Die Kernteilung von Euglena viridis. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 60. 1895. p. 215.*
216. **Kühn, A., u. v. Wasielewski,** *Untersuchungen über Bau und Teilung des Amöbenkerns. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. 38. 1914. p. 243.*
217. **Lauterborn, R.,** *Protozoenstudien. I. Kern- und Zellteilung von Ceratium hirundinella. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 59. 1895. p. 167.*
218. **Prowazek, S v.,** *Entamoeba buccalis n. sp. In: Arbeiten a. d. Kais. Gesundheitsamt. Vol. 21. 1904. p. 42.*
219. **Schaudinn, F.,** *Ueber Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba crystalligera. Sitzber. der Akad. d. Wissensch. Berlin. 1894. p. 1029.*
220. — *Untersuchungen über den Generationswechsel bei den Coccidien. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Vol. 13. 1900. p. 197.*
221. **Schewiakoff, W.,** *vgl. No. 33, S. 74.*
222. **Stein, F.,** *vgl. No. 61, S. 75.*

## 3. Multiple Kernteilung.

223. **Doflein, F.,** *vgl. No. 192 oben.*
224. **Schaudinn, F.,** *Untersuchungen an Foraminiferen. I. Calcituba polymorpha. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 59. 1895. p. 191.*

## 4. Kernknospung.

225. **Hertwig, R.,** *vgl. oben No. 197.*
226. **Schaudinn, F.,** *vgl. No. 19, S. 73.*

## 5. Kern- und Plasmateilung.

229. **Brasil, L.,** *Recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. In: Arch. Zool. expér. et générale. Sér. 4. Vol. 3. 1905. p. 17.*
228. **Calkins, G. N.,** *Mitosis of Noctiluca miliaris and its bearing on the nuclear relations of the Protozoa and Metazoa. In: Journ. of Morphol. Vol. 15. 1899. p. 711.*
229. **Cuénot, L.,** *Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. In: Arch. de Biologie. Vol. 17. 1900. p. 581.*
230. **Doflein, F.,** *Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. IV. Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zellteilung. Nach Untersuchungen an Noctiluca und anderen Organismen. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Vol. 14. 1900. p. 1.*
231. **Hertwig, R.,** *vgl. No. 15, S. 73.*

232. **Hertwig, R.,** *Ueber neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforschung. Vol. 1. 1908. p. 1.*
233. **Ishikawa, C.,** *Studies of reproductive elements. II. Noctiluca miliaris, its division and spore formation. In: Journ. of the College of Science Tokyo. Vol. 6. 1894. p. 297.*
234. — *Further observations on the nuclear division of Noctiluca. Ibid. Vol. 12. 1899. p. 243.*
235. **Janicki, C.,** *Zur Kenntnis des Parabasalapparates bei parasitischen Flagellaten. In: Biol. Centralbl. Vol. 31. 1911. p. 321.*
236. **Léger, L.,** *La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 4. 1904. p. 303.*
237. **Mrazek, A.,** *Studia o Sporozoích. I. In: Vestnik Ceske Spolec. Nauk 1899. p. 1.*
238. **Prowazek, S. v.,** *Zur Entwicklung der Gregarinen. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 1. 1902. p. 297.*
239. **Schaudinn, F.,** *vgl. No. 19 und 28. S. 73.*
240. — *Ueber das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. In: Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 1896. p. 113.*
241. — *Ueber den Zeugungskreis von Paramoeba Eilhardi. In: Sitzber. der Akad. d. Wiss. Berlin. 1896. p. 31.*

## 6. Befruchtung.

242. **Bruck, W. F.,** *Beiträge zur Physiologie der Metazoen. 1. Teil: Verschmelzungsvorgänge, Entwicklungsänderungen. In: Zeitschr. f. allg. Physiol. Vol. 7. 1908. p. 505.*
243. **Bütschli, O.,** *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. In: Abhandl. der Senckenberg. Naturf. Gesellsch. Vol. 10. 1876.*
244. **Carter, H. J.,** *On fecundation in Eudorina elegans and Cryptoglena. In: Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 3. Vol. 2. 1858. p. 237.*
245. **Cuénot,** *s. oben No. 229.*
246. **Collin, B.,** *La conjugaison d'Anoplophrya branchiarum (Stein). In: Arch. Zool. expérim. Vol. 61. (Sér. 5. Vol. 1.) 1909. p. 345.*
247. **Goroschankin,** *Beiträge zur Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. I. Chlamydomonas Brannii. In: Bull. Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou. 1890. p. 101.*
248. — *II. Chlamydomonas Reinhardi Dang. und seine Verwandten. Ibid. 1891. p. 1.*
249. **Hertwig, R.,** *Ueber die Konjugation der Infusorien. In: Abh. d. K. b. Ak. Wiss. München. II. Kl. Vol. 17. I. Abt. 1889. p. 1.*
250. — *Ueber Befruchtung und Konjugation. In: Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. 1892. p. 95.*
251. — *Ueber Befruchtung bei Rhizopoden. In: Sitzber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. Vol. 12. 1897. p. 83.*
252. — *vgl. No. 15, S. 73.*
253. **Hartmann, M.,** *Autogamie bei den Protozoen und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. f. Protistenk. Vol. 15. 1909. II. 2.*
254. **Hieronymus, G.,** *Ueber Stephanosphaera pluvialis Cohn. In: Cohns Beiträge zur Biologie. Vol. 4. 1884. p. 51.*
255. **Léger, L.,** *Les Schizogrégarines des Trachéates. I. Le genre Ophryocystis. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 8. 1907. p. 159.*
256. — *Vgl. oben No. 241.*
257. **Maupas, E.,** *Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusoires ciliés. In: Arch. Zool. expérim. et génér. Sér. 2. Vol. 6. 1888. p. 165.*
258. — *Sur le rajeunissement karyogamique des Ciliés. Ibid. Sér. 2. Vol. 7. 1889. p. 149.*
259. **Paehler, Franz,** *Ueber die Morphologie, Fortpflanzung und Entwicklung von Gregarina ovata. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 4. 1904. p. 64.*
260. **Pringsheim, N.,** *Ueber Paarung von Schwärmsporen. Monatsber. d. K. Akad. Wiss. Berlin. 1869.*
261. **Prowazek, S. v.,** *Die Entwicklung von Herpetomonas. In: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt. Vol. 20. 1904. p. 540.*
262. — *Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Ibid. Vol. 21. 1904. p. 1.*
263. **Schaudinn, F.,** *Ueber die Kopulation von Actinophrys sol. Sitzungsber. d. Akad. Wiss. Berlin. 1896. p. 33.*
264. — *Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Vol. 13. 1900. p. 197.*
265. — *Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium Sieboldi. Anh. z. d. Abh. d. K. pr. Akad. d. Wiss. Berlin. 1899. p. 1.*

266. **Schaudinn, F.,** und **Siedlecki.** *Beiträge zur Kenntnis der Coccidien. In: Verhandlungen Deutsch. Zool. Ges. 1897. p. 192.*
267. **Schnitzler, H.,** *Ueber die Fortpflanzung von Clepsidrina ovata. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 6. 1905. p. 309.*
268. **Siedlecki, M.,** *Étude cytologique et cycle évolutif de l'Adelea ovata. Ann. Inst. Pasteur. Vol. 13. 1899. p. 167.*
269. — *Ueber die geschlechtliche Vermehrung der Monocystis ascidiae. Bull. de l'Acad. Scienc. de Cracovie. 1899. p. 515.*
270. **Wallengren,** *Ueber die totale Konjugation bei Vorticellinen. Biol. Centralbl. Vol. 19. 1899. p. 153.*
271. **Winter, T.,** *Zur Kenntnis der Thalamophoren I. Untersuchung über Peneroplis pertusus. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 10. 1907. p. 1.*

### 7. Allgemeines über Befruchtung, Reifung und Entwicklung bei den Protozoen.

272. **Bary, A. de,** *Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858.*
273. **Cohn, F.,** *Die Entwicklungsgeschichte der Gattung Volvox. In: Cohns Beitr. z. Biol. Vol. 3. 1875. p. 93.*
274. **Doflein, F.,** *Beobachtungen und Ideen über die Konjugation der Infusorien. In: Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. 1907.*
275. — *Vgl. oben No. 192.*
276. **Goldschmidt, R.,** *Lebensgeschichte der Mastigamöben. In: Arch. f. Protistenk. Suppl.-Bd. 1. 1907. p. 83.*
277. **Hartmann,** *Die Fortpflanzungsweisen der Organismen. In: Biol. Centralbl. Vol. 24. 1904. p. 18.*
278. **Karsten, G.,** *Untersuchungen über Diatomeen. I—III. Flora. Vol. 82. 1896. p. 286; Vol. 83. 1897. p. 33 und 203.*
279. — *Die Auxosporenbildung der Gattungen Cocconeis, Surirella und Cymatopleura. Flora. Vol. 87. 1900. p. 251.*
280. **Klein, L.,** *Vergleichende Untersuchungen über Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung Volvox. In: Ber. d. Naturf. Ges. Freiburg i. B. Vol. 5. 1888.*
281. — *Morphologische und biologische Studien über die Gattung Volvox. Pringsheims Jahrb. Vol. 20. 1889. p. 132.*
282. — *Neue Beiträge zur Kenntnis der Gattung Volvox. Bericht der Deutech. bot. Ges. Vol. 7. 1889. p. 42.*
283. **Korschelt** und **Heider,** *Lehrb. d. vergl. Entwicklungsgesch. Allgem. Teil. 1. u. 2. Aufl. 1904.*
284. **Krassiltschik, J.,** *Zur Entwicklungsgeschichte und Systematik der Gattung Polytoma. Anat. Anz. Vol. 5. 1882. p. 426.*
285. **Kuschakewitsch, S.,** *Beobachtungen über vegetative, degenerative und germinative Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmdarms. In: Arch. f. Protistenk. Suppl.-Bd. 1. 1907. p. 202.*
286. **Lauterborn,** *vgl. oben No. 217.*
287. **Léger** *et* **Duboscq, O.,** *Les grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates. In: Arch. de Parasit. Vol. 6. 1902. p. 377.*
288. — *Nouvelles recherches sur les Grégarines et l'épithélium intestinal de Trachéates. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 4. 1904. p. 335.*
289. — *Études sur la sexualité chez les grégarines. Ibid. Vol. 17. 1909. H. 1.*
290. **Migula, W.,** *Beiträge zur Kenntnis des Gonium pectorale. In: Bot. Centralbl. Vol. 43. 1890.*
291. **Moroff, Th.,** *Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregata-Arten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkerns. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 11. 1908. p. 1.*
292. **Overton, E.,** *Beitrag zur Kenntnis der Gattung Volvox. In: Bot. Centralbl. Vol. 39. 1889. p. 65.*
293. **Popoff, M.,** *Experimentelle Zellstudien. In: Arch. f. Zellforsch. Vol. 1. 1908. Heft 2.*
294. **Prandtl, H.,** *Die Konjugation von Didinium nasutum. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 7. 1906. p. 229.*
295. — *Der Entwicklungskreis von Allogromia sp. Ibid. Vol. 9. 1907. p. 1.*
296. **Prowazek, S. v.,** *Kernteilung und Vermehrung bei Polytoma. In: Oesterr. bot. Zeitschr. Vol. 51. 1901. p. 51.*
297. — *Nachträgliche Bemerkung zu dem Aufsatz „Kernteilung etc." Ibid. Vol. 51. 1901. p. 400.*
298. **Schaudinn, F.,** *Studien über krankheitserregende Protozoen. I. Cyclospora caryolytica, der Erreger der perniziösen Enteritis des Maulwurfs. In: Arbeit. aus dem Kais. Gesundheitsamt Berlin. Vol. 18. 1902. p. 378.*

299. **Schaudinn, F.,** *Dass. II. Plasmodium vivax Gr. und Fel., der Erreger des Tertianfiebers beim Menschen. Ibid. Vol. 19. 1902. p. 169.*
300. — *Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandten Organismen. I. Bacillus Bütschlii. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 1. 1902. p. 305.*
301. **Thélohan, P.,** *Recherches sur les Myxosporidies. In: Bull. scientif. de la France et Belg. Vol. 26. 1895. p. 100.*
*Hierzu alle Nummern des vorigen Abschnittes (6).*

## 8. Terminologie.

302. **Grassi, B.,** *Die Malaria, Studien eines Zoologen. 2. Aufl. Jena 1902.*
303. **Hartmann, M.,** *Die Fortpflanzungsweisen der Organismen. In: Biol. Centralbl. Vol. 24. 1904. p. 18. (Das. weitere Literatur.)*
304. **Lang, A.,** *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 2. Aufl. Jena 1901. 2. Lief.*
305. **Lühe, M.,** *Ergebnisse der neueren Sporozoenforschung. Jena 1900.*
306. — *Die im Blut schmarotzenden Protozoen und ihre nächsten Verwandten. In: C. Mense, Handbuch der Tropenkrankheiten. Vol. 3. Leipzig 1906. p. 69; vgl. bes. p. 217 u. 218.*
307. **Prowazek, S. v.,** *Studien über Säugetiertrypanosomen. In: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt. Vol. 22. 1905. p. 1.*
308. **Schaudinn, F.,** *vgl. oben No. 264, 265 u. No. 28, S. 73.*
309. — *Der Generationswechsel der Coccidien und Hämosporidien. Eine Zusammenfassung der neueren Forschungsergebnisse. In: Zool. Centralbl. Vol. 6. 1899. p. 765.*

## 9. Regeneration.

310. **Balbiani, E. S.,** *Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. In: Rec. zool. Suisse. Vol. 5. 1888. p. 1. — Annales d. Micrographie. Vol. 4. 1892.*
311. **Brandt, K.,** *Ueber Actinosphaerium Eichhorni. Inaug.-Diss. Halle 1893.*
312. **Calkins, G. N.,** *Regeneration and cell division in Uronychia. In: Journ. exp. Zool. Vol. 10. 1911. p. 95.*
313. — *Effects produced by cutting Paramaecium cells. In: Biolog. Bulletin. Vol. 21. 1911. p. 36.*
314. **Gruber, A.,** *Ueber künstliche Teilung der Infusorien. In: Biol. Centralbl. Vol. 4. 1984/85. p. 137.*
315. — *Zur Physiologie und Biologie der Protozoen. In: Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. Vol. 1. 1886. p. 33.*
316. — *Mikroskopische Vivisektion. Ibid. Vol. 7. 1893. p. 47.*
317. **Hofer, B.,** *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Vol. 24. 1890. p. 105.*
318. **Johnson,** *A contribution to the morphology and biology of the Stentors. In: Journ. of Morphol. Vol. 8. 1893. p. 457.*
319. **Korschelt, E.,** *Regeneration und Transplantation. Jena 1907.*
320. **Lillie, F.,** *On the smallest parts of Stentor capable of regeneration. In: Journ. of Morph. Vol. 12. 1896. p. 239.*
321. **Morgan, T. H.,** *Regeneration of proportionate structures in Stentor. Biolog. Bulletin. Vol. 2. 1901. p. 311.*
322. **Nussbaum, M.,** *Ueber die Teilbarkeit der lebenden Materie. I. Ueber spontane und künstliche Teilung der Infusorien. In: Arch. f. mikr. Anat. Vol. 26. 1886. p. 485.*
323. **Prowazek, S. v.,** *Beiträge zur Protoplasmaphysiologie. In: Biol. Centralbl. Vol. 21. 1901.*
324. — *Beitrag zur Kenntnis der Regeneration und Biologie der Protozoen. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 3. 1903. p. 44.*
325. **Stevens, N. M.,** *Notes on regeneration in Stentor coeruleus. In Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 16. 1903. p. 461.*
326. **Verworn, M.,** *Biologische Protistenstudien. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 46. 1888. p. 455.*
327. — *Psychophysiologische Protistenstudien. Jena 1890.*

## 10. Form und Entwicklung.

328. **Bouet, G.,** *Culture du Trypanosome de la grenouille (Trypanosoma rotatorium). In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 20. 1906. p. 564.*
329. **Bütschli, O.,** *Ueber die Entstehung des Schwärmsprößlings der Podophrya quadripartita. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Vol. 10. 1876. p. 287.*

330. **Fauré-Frémiet,** *Sur une variation expérimentale de la Vorticella microstoma. In: C. R. Soc. Biol. Paris. Vol. 59. 1905. p. 424.*
331. **Neresheimer, E.,** *Ueber vegetative Kernveränderungen bei Amoeba Dofleini. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 6. 1905. p. 147.*
332. **Weismann, A.,** *Ueber Leben und Tod. (1864.) In: Aufsätze über Vererbung. Jena 1892.*

## 11. Einzelligkeit der Protozoen.

333. **Bütschli, O.,** *Ueber den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890.*
334. — *Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig 1896.*
335. — *Bemerkungen über Cyanophyceen und Bakteriaceen. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 1. 1902. p. 41.*
336. **Dobell, C. L.,** *The principles of Protistology. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 23. 1911. p. 269.*
337. **Doflein, F.,** *Fortpflanzungserscheinungen bei Amöben und verwandten Organismen. Sitzber. der Ges. f. Morph. u. Phys. 1907.*
338. **Elpatiewsky, W.,** *Zur Fortpflanzung von Arcella vulgaris. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 10. 1907. p. 439.*
339. **Enriquez, P.,** *Il dualismo nucleare negli Infusori e suo significato morfologico e funzionale. Biologica. Torino. Vol. 1. 1907. No. 17. p. 325—351.*
340. **Goldschmidt, R.,** *Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Vol. 5. 1904. p. 126.*
341. — *Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Vol. 21. 1904. p. 49.*
342. — *vgl. No. 276.*
343. — *u.* **Popoff, M.,** *Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 8. 1907. p. 322.*
344. **Gurwitsch, A.,** *Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904. Kapitel 10. p. 341.*
345. **Haeckel, E.,** *Monographie der Moneren. In: Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Vol. 4. 1868.*
346. **Hartmann, M.,** *Polyenergide Kerne. Studien über multiple Kernteilungen und generative Chromidien bei Protozoen. In: Biol. Centralbl. Vol. 29. 1909. p. 481.*
347. — *und* **Jollos,** *Die Flagellatenordnung „Binucleata". Phylogenetische Entwicklung und systematische Einteilung der Blutprotozoen. Arch. f. Protistenk. Vol. 19. 1910. No. 1.*
348. **Hertwig, R.,** *Zur Histologie der Radiolarien. Leipzig 1876.*
349. — *Der Organismus der Radiolarien. Jena 1878.*
350. — *Ueber Encystierung und Kernvermehrung bei Arcella vulgaris. In: Festschrift für C. v. Kupffer. Jena 1899.*
351. — *Die Protozoen und die Zelltheorie. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 1. 1902. p. 1.*
352. — *Ueber physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. Festschrift für E. Haeckel. Jena 1904.*
353. **Hertwig, R.,** *Ueber den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. In: Sitzber. Ges. f. Morphol. u. Physiol. 1907.*
354. — *Ueber neue Probleme der Zellenlehre. In: Arch. f. Zellforschung. Vol. 1. 1908. p. 1.*
355. **Jollos, V.,** *Multiple Teilung und Reduktion bei Adelea ovata Schn. Arch. f. Protistenk. Vol. 15. 1909. p. 149.*
356. **Kofoid, L. A.,** *Plankton Studies. II. On Pleodorina illinoisensis, a new species from the Plankton of the Illinois River. Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist. 1898. Vol. 5. p. 273.*
357. — *On Platydorina a new genus of the family Volvocidea. Ibid. 1889. Vol. 5. No. 9.*
358. **Moroff, Th.,** *Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkerns. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 11. 1908. p. 1.*
359. **Merton, Hugo,** *Ueber den Bau und die Fortpflanzung von Pleodorina illinoisensis Kofoid. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Vol. 90. 1908. p. 445.*
360. **Schaudinn,** *vgl. oben No. 264 u. 265.*
361. **Swarczewski,** *Ueber die Fortpflanzungserscheinungen bei Arcella vulgaris Ehrbg. Arch. f. Protistenk. Vol. 12. 1908. p. 178.*
362. **Vejdovski, F.,** *Bemerkungen über den Bau und Entwicklung der Bakterien. In: Centralbl. f. Bakt., Paras. und Infektionskrankh. II. Abt. Vol. 6. 1900. p. 577.*
363. **Whitman,** *The inadaequacy of the cell-theory of development. In: Journ. of Morphol. Vol. 8. 1893. p. 639.*

## 12. Theoretisches über die Fortpflanzung der Protozoen.


364. **Baitsell, G. A.,** *Conjugation of closely related individuals of Stylonychia. In: Proc. Soc. exp. Biol. and Med. Vol. 8. 1911. p. 122.*

365. — *Experiments on the reproduction of the hypotrichous Infusoria. I. Conjugation between closely related individuals of Stylonychia pustulata. In: Journ. exp. Zool. V. 13. 1912. p. 47.*

366. **Boveri, Th.,** *Befruchtung. Anat. Hefte. 2. Abt. Vol. 1. 1892. p. 385—485.*

367. **Bütschli, O.,** *Gedanken über Leben und Tod. In: Zool. Anz. Vol. 5. 1882. p. 64.*

368. — *In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Protozoa. III. Ciliata. p. 1642.*

369. **Calkins, G. N.,** *Studies on the life history of Protozoa. I. The life cycle of Paramaecium caudatum. In: Arch. f. Entwicklungsmech. Vol. 15. 1902. p. 139.*

370. — *Dass. II. The effect of stimuli on the life cycle of Paramaecium caudatum. Arch. f. Protistenk. Vol. 1. 1902. p. 355.*

371. — *Dass. III. The 620th generation of Paramaecium caudatum. Biol. Bull. Vol. 5. 1902.*

372. — *Dass. IV. Death of the A series of Paramaecium caud. Conclusions. In: Journ. of exper. Zool. Vol. 1. 1904.*

373. — *The Protozoon life cycle. Biol. Bull. Vol. 11. 1906. p. 229—244.*

374. — *Protozoology. London 1910.*

375. — *and* **Cull, S. W.,** *The conjugation of Paramaecium aurelia (caudatum). Arch. f. Protistenk. Vol. 10. Jena 1907. p. 375—415.*

376. **Dobell, C. C.,** *Some remarks upon the „Autogamy" of Bodo lacertae (Grassi). Biolog. Centralbl. Vol. 28. 1908. No. 17. p. 548—555.*

377. — *Chromidia and the binuclearity hypothesis. In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol 53. 1909. p. 279.*

378. **Ehrlich, P., Roehl, W.,** *und* **Gulbransen, R.,** *Ueber serumfeste Trypanosomenstämme. Zeitschr. f. Immunitätsforsch. Teil 1. Orig. Vol. 3. 1909. No. 3. p. 296—299.*

379. **Enriquez, P.,** *Sulla così detta „degenerazione senile" dei Protozoi. Monitore Zoologico Italiano. Anno XIV. Dicembre 1903.*

380. — *Della degenerazione senile negli infusorî. Rendiconti della R. Accad. dei Lincei. Classe di scienze fisiche, mat. e nat. Vol. 14. 1905. Serie 5ª. 2° sem. Fasc. 7° e 8°.*

381. — *Sulle condizioni che determinano la coniugazione negli Infusorî, e del differenziamento sessuale nei vorticellide. Bologna 1906. 60 pp. 3 Taf.*

382. — *La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusorî. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 9. 1907. p. 195—297.*

383. — *Il dualismo nucleolare negli Infusorî e il suo significato morfologico e funzionale. Biologica. Torino. Vol. 1. 1907. p. 326—351.*

384. — *Die Conjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. Zweite Abhandlung: Wiederkonjugante und Hemisexe bei Chilodon. Arch. f. Protistenk. Vol. 12. 1908. p. 213—276.*

385. — *Die Conjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. Ibid. Vol. 12. 1908. p. 213.*

386. — *La sexualité chez les Protozoaires. Scientia, Rivista di Scienza. Vol. 6. Anno III. (1909). N. XI, 3.*

387. — *La teoria di Spencer sulla divisione cellulare studiata con ricerche biometriche negli Infusorî. Arch. Fis. Firenze. Vol. 7. 1909. p. 113—136.*

388. **Erdmann, Rh.,** *Experimentelle Ergebnisse über die Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Befruchtung bei Protozoen, besonders bei Amoeba diploidea. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 29. 1913. p. 84.*

389. — *und* **Woodruff, L. L.,** *Vollständige Erneuerung des Kernapparats ohne Zellverschmelzung bei reinlinigen Paramäcien. In: Biol. Centralbl., Vol. 34. 1914. p. 484.*

390. **Giglio-Tos, E.,** *Sull' interpretazione morfologica e fisiologica degli Infusorî. Biologica. Vol. 2. 1908. No. 3. p. 1—79.*

391. **Goette, A.,** *Ueber den Ursprung des Todes. Hamburg und Leipzig 1883.*

392. **Gregory, L. H.,** *Observations on the life history of Tillina magna. In: Journ. exp. Zool. Vol. 6.*

393. **Hamburger, Cl.,** *Die Konjugation von Paramaecium bursaria Focke. Arch. f. Protistenk. Vol. 4. 1904. p. 199—239.*

394. — *Zur Kenntnis der Konjugation von Stentor coeruleus, nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Konjugation der Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 90. 1908. p. 423—435.*

395. **Hartmann, M.,** *Tod und Fortpflanzung. München 1906.*

395a. — *Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungsproblem. In: Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 1914. p. 15.*

396. **Hertwig, R.,** *Was veranlaßt die Befruchtung der Protozoen? In: Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. 1899. Heft 1.*

397. **Hertwig, R.,** *Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung? In: Sitzber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. 1899. Heft 2.*
398. — *Ueber physiologische Degeneration bei Protozoen. Ibid. 1900. Heft 1.*
399. — *Ueber Wesen und Bedeutung der Befruchtung. In: Sitzungsber. d. K. b. Akad. d. Wiss. München. Vol. 32. 1902. Heft 1. p. 57.*
400. — *Ueber das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. In: Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. 1902 und 1903.*
401. — *Ueber Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. In: Biol. Centralbl. Vol. 23. 1903. p. 49.*
402. — *Ueber physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. In: Festschr. f. E. Haeckel. Jena 1904.*
403. — *Ueber die Ursache des Todes. In: Allg. Zeitung. No. 88 u. 89. 1906.*
404. — *Ueber Parthenogenesis der Infusorien und die Depressionszustände der Protozoen. In: Biol. Centralbl. Vol. 34. 1914. p. 557.*
405. **Jennings, H. S.,** *Experiments on the effect of conjugation on the life history in Paramaecium. (Amer. Soc. Zool.) Science. N. S. Vol. 31. 1910. p. 466—467.*
406. — *What conditions induce conjugation in Paramaecium? Journ. exp. Zool. Vol. 9. 1910. p. 279—300.*
407. — *The effect of conjugation in Paramaecium. Ibid. Vol. 14. 1913. p. 279.*
408. — *und* **Lashley, K. S.,** *Biparental inheritance and the question of sexuality in Paramaecium. Ibid. p. 393.*
409. **Jollos, V.,** *Ueber die Bedeutung der Konjugation bei Infusorien. In: Arch. Protistenk. Vol. 30. 1913. p. 328.*
410. **Joukowsky,** *Beiträge zur Frage nach den Bedingungen der Vermehrung und des Eintritts der Konjugation bei den Ciliaten. In: Verh. Nat. Med. Verein Heidelberg. Vol. 6. 1898. p. 17.*
411. **Kasanzeff, Wl.,** *Experimentelle Untersuchungen über Paramaecium caudatum. Inaug.-Diss. Zürich. 1901.*
412. **Maupas, E.,** *Sur la multiplication des Infusoires ciliés. Arch. de Zoologie expér. et génér. Sér. 2. Vol. 6. 1888.*
413. — *Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Ibid. Sér. 2. Vol. 7. 1888.*
414. **Popoff, M.,** *Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. In: Arch. f. Protistenk. Suppl.-Bd. 1. 1907. p. 43.*
415. — *Die Gametenbildung und die Konjugation von Carchesium polypinum L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 89. 1908. Heft 3. p. 478—524.*
416. — *Ueber den Einfluß chemischer Reagentien auf den Funktionszustand der Zelle. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München 1900. Vol. 25. p. 55—58.*
417. **Prowazek, S. v.,** *Die Sexualität bei den Protisten. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 9. 1907. p. 23.*
418. **Russo, A.,** *e* **Di Mauro, S.,** *Differenziazioni citoplasmiche nel Cryptochilum echini (Maupas). (Nota prel.) Boll. Accad. Gioen. Catania. 1905. Fasc. 84. 5 pp.*
419. — *Frammentazione del macronucleo nel Cryptochilum echini (Maupas) e sua significazione per la senescenza degli Infusorii. (Nota prel.) Ibid. 1905. Fasc. 84. 46 pp.*
420. — *La conjugazione ed il ringiovanimento nel Cryptochilum echini Maupas (Ceronema echini Cuénot). 3ª Nota prel. Ibid. 1905. Fasc. 85. 6 pp.*
421. **Schaudinn, F.,** *Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. In: Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. 1905. p. 16.*
422. **Versluys,** *Ueber die Konjugation der Infusorien. Biolog. Centralbl. Vol. 26. 1906 p. 46—62.*
423. **Wallengren, H.,** *Inanitionserscheinungen der Zelle. In: Zeitschr. f. allgem. Phys. Vol. 1. 1901. p. 67.*
424. **Weismann, A.,** *Ueber die Dauer des Lebens. Jena 1882.*
425. — *Ueber Leben und Tod. Eine biologische Untersuchung. Jena 1884.*
426. **Woodruff, L. L.,** *An experimental study on the life history of hypotrichous Infusoria. In: Journ. of exper. Zool. Vol. 2. 1905.*
427. — *The life cycle of Paramaecium. Proc. Soc. exper. Biol. Med. N. Y. Vol. 5. 1908. p. 124.*
428. — *Duration of the cycle of Paramaecium. Science. N. S. Vol. 29. 1909. p. 425.*
429. — *Studies on the life cycle of Paramaecium. Proc. Soc. exper. Biol. Med. N. Y. Vol. 6. 1909. p. 117—118.*
430. — *Two thousand generations of Paramaecium. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 21. 1911. p. 263.*
431. — *and* **Morris S. Fine,** *The biological cycle of the hay infusion. (Amer. Soc. Zool.) Science. N. S. Vol. 31. 1910. p. 467–468.*
432. — *Cell size, nuclear size and the nucleo-cytoplasmic relation during the life of a pedigreed race of Oxytricha fallax. In: Journ. exp. Zool. Vol. 15. 1913. p. 1.*

433. **Woodruff, L. L.,** *So-called conjugating and non-conjugating races of Paramaecium. Ibid. Vol. 16. 1914. p. 287.*
434. *— and* **Erdmann, Rh.,** *A normal periodic reorganization process without cell fusion in Paramaecium. Ibid. Vol. 17. 1914. p. 425.*

## 13. Artbegriff, Variation und Vererbung bei den Protozoen.

435. **Braun, H., und Teichmann, E.,** *Versuche zur Immunisierung gegen Trypanosomen. Jena. G. Fischer. 1912.*
436. **Calkins, G. N.,** *Paramaecium aurelia und Paramaecium caudatum. Biological studies by the pupils of William Thompson Sedgwick. Chicago 1906.*
437. **Mc Clendon, J. F.,** *Protozoan studies. Journ. exper. Zool. Vol. 6. 1909. p. 265—283.*
438. **Dobell, C.,** *Some recent work on mutations in microorganisms. In: Journ. of Genetics. Vol. 2. 1913.*
439. **Ehrlich, P.,** *Ueber die neuesten Ergebnisse auf dem Gebiet der Trypanosomenforschung. In: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Vol. 13. Beiheft 6. 1909.*
440. **Gonder, R.,** *Untersuchungen über arzneifeste Mikroorganismen. In: Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Vol. 61. 1912.*
441. **Gruber, A.,** *Einzellige Zwergc. Festschr. f. Leuckart. Leipzig 1892. p. 74—76.*
442. **Haecker, V.,** *Die Radiolarien in der Variations- und Artbildungslehre. In: Zeitschr. f. ind. Abstammungs- und Vererbungslehre. Vol. 2. 1909. p. 1.*
443. **Jennings, H. S.,** *Heredity, variation and evolution in Protozoa. I. The fate of new structural characters in Paramaecium, with special reference to the question of the inheritance of acquired characters in Protozoa. Journ. exper. Zool. Vol. 5. 1908. p. 577—632.*
444. *— Heredity variation and evolution in Protozoa. II. Heredity and variation of size and form in Paramaccium, with studies of growth, environmental action and selection. Proc. Amer. Philos. Soc. Vol. 47. 1908. p. 393—546.*
445. *— Diverse races of Paramaecium and their relation to selection and to conjugation. (Amer. Soc. Zool.) Science. N. S. Vol. 29. 1909. p. 424—425.*
446. *— Heredity and variation in the simplest organisms. The Amer. Natural. Vol. 43. 1909. No. 510. p. 322—337.*
447. *— and* **Hargitt, G. T.,** *Characteristics of the diverse races of Paramaecium. Journ. of Morphology. Vol. 21. 1910. No. 4. p. 496—561.*
448. **Jollos, V.,** *Variabilität und Vererbung bei Mikroorganismen. In: Zeitschr. indukt. Abstammungsl. Vol. 12. 1914. p. 14.*
449. *— Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. In: Biol. Centralbl. V. 30. 1913 p. 222.*
450. **List, Th.,** *Ueber die Temporal- und Lokalvariation von Ceratium hirundinella O. F. M. In: Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkde. Vol. 8. 1913. p. 81.*
451. **Popoff, M.,** *Experimentelle Zellstudien. I; II. Ueber die Zellgröße, ihre Fixierung und Vererbung; III. Ueber einige Ursachen der physiologischen Depression der Zelle. Arch. f. Zellforsch. Vol. 1. 1908. p. 245—379; Vol. 3. 1909. p. 124—180; Vol. 4. 1909. p. 1—42.*
452. **Pringsheim, H.,** *Die Variabilität niederer Organismen. Berlin. Springer. 1910.*
453. **Wesenberg-Lund, C.,** *Plankton investigations of the Danish lakes. 2 vols. Kopenhagen 1908. 389 pp. 37 pl.*

# IV. Biologie der Protozoen.

Unter der Bezeichnung „Biologie“ (im engeren Sinne) fassen wir die teleologischen Beziehungen des Baues und der Lebenserscheinungen von Organismen zu den Bedingungen ihres „Lebensraumes“ zusammen. Ueberall in der belebten Natur finden wir solche Beziehungen, welche wir als zweckmäßig beschreiben, weil wir sie als erhaltungsgemäß erkennen, d. h. als geeignet, einen Einzelorganismus oder die betreffende Art am Leben zu erhalten. Den unendlich vielgestaltigen Variationen, welche die Lebensverhältnisse der Organismen annehmen können, entsprechen ebenso mannigfaltige Besonderheiten der letzteren, durch welche sie instand gesetzt werden, den speziellen Gefahren ihres Lebensraumes zu entgehen, seine speziellen Vorteile auszunützen.

Wie bei allen anderen Organismen erkennen wir auch bei den Protozoen solche Besonderheiten, welche auf ihren Bau, auf Physiologie, Lebensgewohnheiten, Fortpflanzungsweise usw. sich erstrecken können. Wir bezeichnen sie als Anpassungen oder adaptive Merkmale und stellen sie den organisatorischen Merkmalen gegenüber. Wie eine Verkleidung, welche oft dem Scharfsinn des geübten Beobachters große Schwierigkeiten bereitet, umgeben sie das eigentliche Wesen jeder einzelnen Art. Wir sind durch viele Tatsachen genötigt, anzunehmen, daß die Vererbung mit größter Zähigkeit jene Merkmale festhält, welche wir als organisatorische betrachten: es sind das die generellen Merkmale, welche die Grundlage des natürlichen Systems bilden. Wir halten diese Merkmale für so wichtig und für organisatorische, weil sie vielen Formen gemeinsam sind, trotz des vielfachen Wechsels der Existenzbedingungen, welchem jene unterworfen sind. Wir betrachten sie als ererbt, als Anzeichen von Verwandtschaft, und machen sie daher zum Fundament des natürlichen Systems. Sie dienen uns vornehmlich zu Unterscheidungen der höheren Kategorien des Systems: der Klassen, Ordnungen, Familien.

Von den adaptiven Merkmalen nehmen wir an, daß sie in viel höherem Grade dem Einfluß der Lebensbedingungen unterworfen sind. Wir sehen sie mit den letzteren vielfach sich ändern, und so nehmen wir an, daß sie allmählich unter dem Einfluß der Lebensbedingungen entstanden sind und vielfach noch entstehen können. In den speziellen Anpassungen erkennen wir in der Regel die unterscheidenden Merkmale näher verwandter Formen. Wir müssen daher fast ebenso vielfältige Anpassungen unterscheiden, als wir Arten kennen. Es ist daher geraten, die Besprechung der biologischen Besonderheiten in

den speziellen Teil dieses Buches zu verlegen und sie zugleich mit der speziellen Systematik abzuhandeln. Hier an dieser Stelle sollen nur die allgemeinen Fragen erörtert werden, soweit sie nach dem bisherigen Stand der Forschung eine zusammenfassende Schilderung ermöglichen.

## A. Vorkommen und geographische Verbreitung der Protozoen.

Die Protozoen sind Feuchtigkeitsbewohner, nur wo Wasser in flüssiger Form vorhanden ist, vermögen sie zu gedeihen. Vergeblich werden wir Protozoen in trocknem Sand und Staub, auf trocknen Oberflächen von Gesteinen oder Organismen suchen. Wir werden an solchen Stellen wohl gelegentlich Dauerzustände (s. unten) von ihnen finden, aber die aktiven Stadien brauchen Wasser zum Leben und würden ohne dieses zugrunde gehen.

Wo aber Wasser vorhanden ist, da finden wir auf der ganzen Erde Protozoen, wenn nicht dessen Temperatur das Leben von Organismen überhaupt ausschließt, und wenn nicht der Mangel oder das Vorhandensein von Beimengungen Schädigungen besonderer Art mit sich bringen. Die Meere aller Breiten und die süßen Gewässer von den Polen bis zum Aequator sind von der unendlichen Formenmannigfaltigkeit der Protozoen erfüllt. Und wo Schlamm, Erde und Sand Feuchtigkeit genug enthalten, um auch nur wenige Tage oder Stunden nachzuhalten, da finden wir — wenn auch in beschränkter Arten- und Individuenzahl — lebende Wesen aus dem Stamme der Protozoen. So hat Greeff in der Amoeba terricola und anderen Formen häufige Bewohner feuchter Erde nachgewiesen.

Neuerdings wurde von englischen Forschern aus theoretischen Gründen vermutet, daß ein größeres Protozoenleben im Erdboden der Aecker, des Waldes usw. vorhanden sein müsse. Da sterilisierter Boden sich sehr bald mit einer sehr reichen Flora nitrifizierender Bakterien bevölkert und dadurch fruchtbarer wird als vorher, wurde als Möglichkeit angenommen, daß bakterienfressende Protozoen in großer Menge im Boden vorkämen. Tatsächlich lassen sich in den oberflächlichen Schichten gut durchnäßter Erde, vor allem aber zwischen modernden Pflanzenteilen, in den Höhlungen von Blättern usw. oft große Mengen von freien Protozoen, z. B. Monaden, Amöben, Vahlkampfien, Arcellen, Difflugien, Trinemen und anderen Thekamöben, und eine ganze Anzahl von Ciliophoren, z. B. Colpoda, Chilodon, Cryptochilum, Gastrostyla, Urostyla, Pleurotricha, Vorticella usw., finden. Wie wir unten sehen werden, handelt es sich meist um Formen, welche auch in Infusionen oder im Wasser von Mooren und Sümpfen vorkommen.

Auch in Kulturen, welche man durch Aufschwemmung von Erde in Wasser oder Kulturflüssigkeiten herstellt oder auf Nährböden anlegt, lassen sich zahlreiche Protozoen züchten. Auf diese Weise wurden schon viele Amöben, Thekamöben, z. B. Chlamydophrys stercorea, vielerlei Flagellaten und Infusorien aus Erdboden gezüchtet. Es ist nun die Frage, in welcher Form diese Tiere im Erdboden vorkommen. Systematische Untersuchungen von Goodey führten zu keinem Nachweis freier Protozoen in tieferen und nicht stark durchnäßten und gelockerten Erdschichten. Selbst Versuche, solche Tiere etwa mit

Ausnützung ihrer taktischen Reizbarkeit aus dem Erdboden zu lockern, waren ohne Erfolg. Dagegen zeigte sich, daß z. B. Infusorien, wie Colpoda, erst einige Stunden nach dem Ansetzen von Kulturen in solchen auftreten, gerade nach Ablauf der Zeit, die sie nach parallel gehenden Versuchen brauchen, um aus den Dauercysten zu kriechen. Auch Martin nimmt an, daß die von ihm aus Erdboden gezüchteten Amöben, Chlamydophrys, Copromonas, Monas termo, Bodo etc. aus Cysten stammen, und schließt, daß die bodenbewohnenden Protozoen relativ wenig wasserbedürftig, vor allem aber Formen sein müssen, die sich sehr schnell encystieren und wieder aus der Cyste kriechen können, um kurzdauernde, günstige Nässeperioden auszunützen. Außer Amoeba terricola sind keine spezifischen erdbewohnenden Protozoen bekannt, und es scheint, daß ihr Vorkommen in der Erde dem in Pfützen und Tümpeln entspricht und von Wasser und Nahrung abhängt.

In dem Staub der Dachrinnen, in kleinen Regenwasseransammlungen in Löchern der Felsen, in dem voll Wasser gesogenen Polster der Moosrasen, überall finden wir Protozoen, welche oft nach einem Regenguß nur für kurze Stunden nach dem Verlassen ihrer Dauercysten das freie Dasein genießen. In den Wasser sehr intensiv zurückhaltenden Moosrasen findet man oft ziemlich viel Ciliaten und Flagellaten neben Rhizopoden. Die Ciliaten sind meist Formen, welche sich mit Hilfe ihrer Cysten leicht verbreiten (Colpoda cucullus, Chilodon cucullulus, Glaucoma scintillans, Stylonychien, Vorticellen etc.).

Diese weite Verbreitung von Protozoen selbst an so ungünstig scheinenden Oertlichkeiten gilt nicht nur für unsere regenreichen Gegenden, auch der Staub der trockenen Gebirge Zentralasiens und der Wüsten Asiens, Afrikas und Amerikas enthält die Dauerstadien von Protozoen, wie dies namentlich durch die Forschungen Ehrenbergs in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts nachgewiesen wurde. Der Staub auf den Gletschern der Hochgebirge und der Polarzonen und auf den Eisbergen kann unter günstigen Verhältnissen, wenn die Strahlen der Sonne an der Oberfläche des Schnees oder Eises eine dünne Wasserschicht erzeugen, eine üppige Protozoenfauna aus sich entstehen lassen; zu einer gewissen Berühmtheit ist der kleine Flagellat Haematococcus gelangt, welcher die Ursache zu dem Phänomen des „blutigen“ Schnees ist, indem er manchmal ganze Flächen mit einem blutroten Hauch überzieht, welcher aus Millionen der kleinen Organismen gebildet wird.

Diese weite Verbreitung verdanken Protozoen des süßen Wassers ihren Dauerstadien. Diese werden durch den Wind weithin verbreitet; manche von ihnen können oft lange Zeit in der Luft schwebend zubringen, da sie nur kleine Bruchteile eines Milligramms wiegen. Vielfach werden sie auch durch Wasservögel und Wasserinsekten an den Beinen verschleppt, und aus dem Schlamm, der an den Beinen solcher Tiere hängt, kann man oft seltene Protozoenformen züchten. Diese weitgehende Verbreitungsmöglichkeit hat für die Protozoen des Süßwassers eine tiergeographische Tatsache von großer Bedeutung zur Folge: die Mehrzahl derselben ist ausgesprochen kosmopolitisch.

Dieselben Infusorien, Rhizopoden, Flagellaten, welche wir in Deutschland in unseren Tümpeln finden, gibt es auch in Indien und Afrika, in Süd- und Nordamerika, in Sibirien, Australien, Grönland

und Feuerland. Das ist zuerst durch die Untersuchungen von Ehrenberg, dann durch Schewiakoff u. a. bekannt geworden. Zwar hat man von Zeit zu Zeit immer wieder geglaubt, Protozoenfaunen von besonderer Eigenart in geographisch oder klimatisch abgegrenzten Teilen der Erde zu entdecken. Aber immer wieder wurde diese Annahme dadurch widerlegt, daß man dieselben Formen später auch bei uns auffand. Wenn auch vielleicht mit der Zeit einzelne Formen sich als spezifisch für besimmte Gegenden der Erde werden nachweisen lassen, so ist das doch bis heute für keine Form gesichert. Vielmehr können wir daran festhalten, daß jedenfalls alle typischen Tümpelbewohner kosmopolitisch sind.

Anders verhält es sich scheinbar mit den Meeresprotozoen. Da treten uns Verschiedenheiten entgegen, welche uns z. B. manche Formen des Indischen Ozeans von solchen des Atlantischen, manche Formen der Tropen von denen der polaren Zonen zu unterscheiden erlauben. Doch sind die marinen Protozoen bisher viel zu wenig genau durchgearbeitet, um solche Verschiedenheiten mit aller Sicherheit feststellen zu lassen. Viele Formen sind dagegen auch im Meer weltweit verbreitet, ich erinnere nur an die Cystoflagellate Noctiluca miliaris.

Eine bemerkenswerte Tatsache der Tiergeographie der marinen Protozoen ist aber deren Abhängigkeit von der Temperatur des Meerwassers. Wie für die übrige Meeresfauna, so gilt auch für die marinen Protozoen, daß wir Warmwasser- und Kaltwasserformen unterscheiden können. In den warmen Meeresgebieten gibt es andere Radiolarien, Dinoflagellaten, Tintinnen als in den kalten. Daß dies biologisch begründet ist, werden wir unten noch zu erörtern haben.

Teils mit der Temperatur, teils mit anderen biologischen Vorbedingungen hängt es zusammen, daß nicht nur die horizontale, sondern auch die vertikale Verbreitung der Protozoen nach Arten, Gattungen und Familien eine verschiedene sein kann. Im Meer gibt es an der Oberfläche andere Radiolarien und Foraminiferen als in der Tiefsee, und für die mittleren Regionen sind wieder andere charakteristisch. So schweben die großen Formen aus der Gruppe der tripyleen Radiolarien meist in den mittleren Regionen zwischen 200—1000 m Tiefe, und die Challengeriden, Tuscaroriden etc. wurden erst durch die großen Tiefsee-Expeditionen in relativ großen Tiefen gefunden.

Die Klassen des Protozoenstammes sind sämtlich sowohl im Meer als auch im Süßwasser verbreitet. Das gilt aber nicht mehr für die Ordnungen. So sind die Radiolarien gänzlich und die Foraminiferen fast vollkommen auf das Meer beschränkt. Dagegen sind die Heliozoen und Thekamöben vorwiegend Süßwasserbewohner, wenige unter ihnen kommen im Meer vor. Die Ciliaten dominieren im Süßwasser viel ausgesprochener als im Meer, in welchem eine Familie, die Tintinnoideen aus der Ordnung der Peritrichen, allerdings in einer unvergleichlich größeren Formenfülle vorkommt als im Süßwasser. Das letztere gilt auch für die Dinoflagellaten. Die übrigen Mastigophoren scheinen im Süßwasser einen größeren Formenreichtum zu entfalten, doch ist gerade diese Gruppe noch wenig auf ihre marinen Repräsentanten untersucht.

Die Sporozoen hängen in ihrer Verbreitung als Parasiten von der Verbreitung ihrer Wirte ab. In den außereuropäischen Ländern ist ihr Vorkommen noch kaum untersucht. Für manche Gruppen,

so für die blutbewohnenden Hämosporidien, ist eine größere Formenfülle, besonders an pathogenen Arten, für die Tropen nachgewiesen, was mit ihrer speziellen Biologie (der Uebertragung durch blutsaugende Insekten) zusammenhängt.

## B. Habitus und Lebensweise.

Wie bei allen Tieren, so spiegelt sich auch bei den Protozoen im Habitus der Art die Lebensweise wider, welche sie führen. Wir haben schon oben im physiologischen Kapitel erörtert, daß die „Packer" sich von den „Strudlern" im Aussehen sehr wesentlich unterscheiden. Erstere schließen sich in ihrer Körpergestalt den raschbeweglichen Formen an, sie müssen, um zu ihrer Beute zu gelangen, schnell das Wasser durchschneiden, und so sehen wir denn ihr Vorderende in der Regel verschmälert, ihre Umrisse schlank ohne weit vorragende Fortsätze, welche durch Reibung die Vorwärtsbewegung beeinträchtigen könnten. Das gegenteilige Extrem vertreten die typischen Strudler, welche in ihrem Körperumriß um so mehr Trichterform annehmen, je mehr sie eine festsitzende Lebensweise führen. Ihr Vorderende, nicht mehr zum raschen Durchschneiden des Wassers bestimmt, ist oft zu weitausladenden Fortsätzen (Fig. 289) entwickelt, welche dem Tier, wenn es vorübergehend freie Beweglichkeit annimmt, nur eine plumpe, taumelnde Fortbewegung gestatten.

Ein ähnlich tiefgreifender Gegensatz wie der zwischen Packern und Strudlern ist der zwischen Schwebformen und Bodenformen. Erstere sind vielfach bei den Ciliaten und Mastigophoren zu beobachten, deren Wimpern und Geißeln freie Fortbewegung im Wasser und Loslösung vom Substrat sehr erleichtern; viele Rhizopodenarten, wie Amöben, Thekamöben usw. sind durch ihre Bewegungsweise mehr oder minder dauernd an den Boden gefesselt. Die Radiolarien jedoch sind so gut wie ausschließlich Schwebformen, während die Hauptmenge der Foraminiferen zu den Bodenformen gehört. Dementsprechend ist der Habitus der Ordnungen entwickelt. Die Radiolarien sind ausgesprochene Planktontiere; lange Fortsätze ihres Körpers vermindern durch Erhöhung des Formwiderstandes ihre Sinkgeschwindigkeit, während gleichzeitig die Ausbildung von Gallerte und die Ansammlung von Oelkugeln in ihrem Körper das spezifische Gewicht desselben herabsetzen. Die mannigfaltigen Formen der Radiolarien zeigen stets auffällige Beziehungen zu der Aufgabe, welche sie zu erfüllen haben (Fig. 290). Die langen Stacheln der allseitig symmetrischen Formen, die Verzweigungen und Auswüchse solcher Stacheln und die bei den lebenden Tieren lang ausgestreckten Pseudopodien erhöhen in wirksamer Weise den Formwiderstand. Die Kieselskelette, welche dem zarten Protoplasmakörper seine Festigkeit verleihen, sind in Form von Gitterkugeln und reichlich durchbrochenen Gehäusen ausgebildet, so daß mit größter Festigkeit ein geringer Aufwand an Material und dadurch ein geringes spezifisches Gewicht des ganzen Tiers verbunden sind. Oft sind diese Skelettbestandteile so ausgebildet, daß sie durch Trichter- oder Halbkugelform einen noch erhöhten Reibungswiderstand veranlassen.

Die Foraminiferen sind dagegen reich an Formen, welche massige Schalen aus Sandkörnern und kohlensaurem Kalk besitzen, die sie zum

Schweben untauglich machen. Viele von ihnen haben ihre Beweglichkeit ganz oder temporär aufgegeben, indem sie an leblosen Gegenständen am Meeresboden oder auf Tieren und Pflanzen festgewachsen sind; andere bewegen sich langsam und träge am Boden der Gewässer, sich beim Kriechen an der Unterlage anklebend.

Dieser Lebensweise entspricht die Gestalt: in Platten-, Schüssel-, Napf-, Stern-, Schneckenformen usw. wiederholen diese Protozoen die Gestalten der sich ebenso träge bewegenden Mollusken des Meeresbodens. Und wie bei jenen, so finden wir bei ihnen mannigfache Modifikationen der Festigkeit der Gehäuse, je nach den Anforderungen, welche die Wasserbewegung ihres Aufenthaltsortes an deren Widerstandsfähigkeit stellt. Während die schwebenden Radiolarien, mit dem Wasser treibend, von dessen Gewalt keinen Schaden zu erwarten haben, sind die Foraminiferen der Brandungszone dem zerstörenden Anprall der Wogen ausgesetzt.

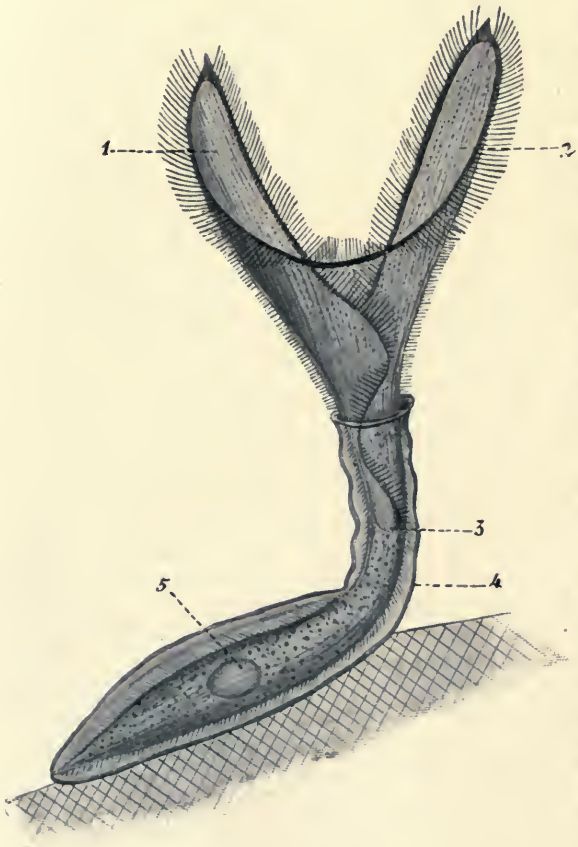



Fig. 289. Folliculina ampulla O. F. M. von der Rückenseite, mit entfaltetem Trichter. *1, 2* die flügelförmigen Fortsätze, auf welche sich die adorale Membranellenzone fortsetzt. *3* Cytostom im Grund des Peristomtrichters. *4* Flaschenförmiges Gehäuse, in welches sich das Tier zurückziehen kann. *5* Makronucleus. (Nach Stein aus Lang.)

Rhumbler hat gezeigt, daß in sämtlichen Gruppen der Foraminiferen sich Entwicklungsreihen nachweisen lassen, indem sich eine zunehmende Festigkeit des Gehäuses heranbildet, wobei gleichzeitig ein möglichst großer Rauminhalt des Gehäuses und möglichste Einfachheit desselben „angestrebt“ wird.

Formen mit besonders festem Gehäuse kommen nun vor allem auf dem Meeresgrund in geringer Tiefe vor; und daß an deren Schalen Festigkeitsansprüche gestellt werden, darauf weist eine Tatsache hin, welche schon Max Schultze hervorgehoben hat. In allen Grundproben findet man massenhaft zerbrochene und regenerierte Schalen.

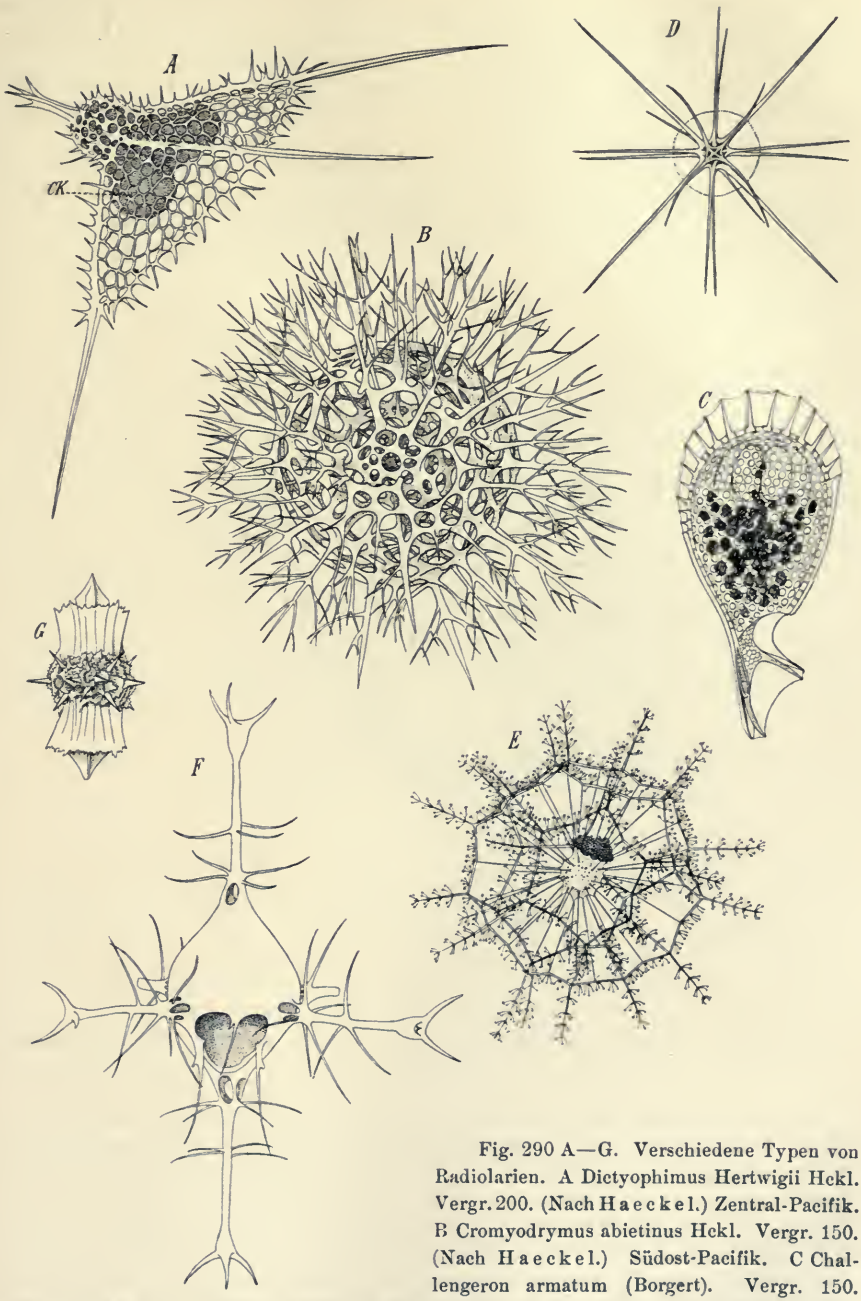



Fig. 290 A—G. Verschiedene Typen von Radiolarien. A Dictyophimus Hertwigii Hckl. Vergr. 200. (Nach Haeckel.) Zentral-Pacifik. B Cromyodrymus abietinus Hckl. Vergr. 150. (Nach Haeckel.) Südost-Pacifik. C Challengeron armatum (Borgert). Vergr. 150. (Nach Häcker.) Indischer Ozean. D Zygacanthidium pallidum var. subelatus (Jörg.). Zentralkapsel eingezeichnet, sonst nur Skelett. Vergr. 120. (Nach Popofsky.) Nordsee. E Coelacantha ornata Bgt. Vergr. 50. (Nach Borgert.) Mittelmeer. F Circoporus hexapodius Bgt. Vergr. ca. 25. (Nach Borgert.) Südatlantischer Ozean. G Diplocolpus cristatus Hckl. Vergr. 200. (Nach Haeckel.) Südatlantischer Ozean.

Und an solchen Stellen, wo starke Brandung herrscht oder wo die Wassertiefe sehr gering ist, ist der Prozentsatz regenerierter Exemplare ein sehr hoher (Peneroplis, Polystomella, Milioliden).

In den Tiefen des Meeres nimmt dagegen die Festigkeit der Schalen sehr ab, und in der Tiefsee finden wir Formen mit hinfälligem, zartem Schalenmaterial.

Eine Gruppe unter den Foraminiferen zeigt sogar mit der Anpassung an das planktonische Leben die entsprechenden Anpassungen, wie wir sie bei den Radiolarien kennen lernten. Es sind dies die Globigerinen, deren zarte Schalen durch feine lange Stachelfort-

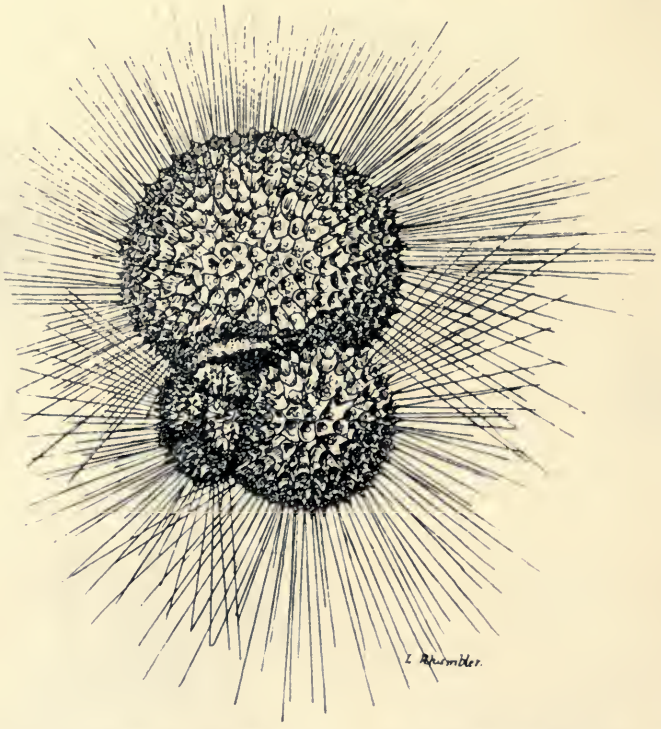


Fig. 291. Globigerina bulloides d'Orb. Planktonische Foraminifere mit langen Schwebestacheln. Vergr. 90. (Nach Rhumbler.)

sätze eine große Schwebfähigkeit gewinnen (Fig. 291). Aber auch unter den Ciliaten und Flagellaten finden sich Formen, deren Habitus nicht weniger als durch die Art der Nahrungsaufnahme durch die Bewegungsweise beeinflußt ist. Unter den Ciliaten sind als Schwebformen die trichterförmigen Tintinnoideen, als spezialisierte Bodenformen die meisten der hypotrichen Infusorien hervorzuheben, deren dorsoventral abgeplatteter Körper die Bauchseite einer Unterlage zugewendet hält, indem die Cirren wie Beine hebelnd die Bewegung über diese Unterlage — den Boden, Steine, Pflanzen- und Tierkörper — vermitteln. Viele von ihnen können auch mit der Bauchseite nach oben an den Bakterienkahmhäuten von Infusionen, den Algendecken von Tümpelgewässern usw. entlang laufen. Auch Formen aus anderen

Gruppen (so Lionotus, Loxodes, Chilodon u. a. unter den Holotrichen) verbinden mit ähnlichem Aufenthaltsort eine ähnliche Gestalt. Unter den Flagellaten sind vor allem die Peridineen oder Dinoflagellaten in typischer Weise an ihre vorwiegend pelagische Lebensweise durch Ausbildung von Schwebfortsätzen etc. angepaßt. (Vgl. hierzu die Abbildungen im speziellen Teil.) Manche weiteren Beziehungen zwischen Habitus und Lebensweise werden unten und im speziellen Teil vor allem für die parasitischen Formen hervorzuheben sein.

Schließlich wäre in diesem Zusammenhang noch einer bemerkenswerten Abhängigkeit der Bewegungsform von der Gestalt, welche für viele Protozoen charakteristisch ist, zu gedenken. Sehr viele Flagellaten und Ciliaten sind durch eine mehr oder weniger auffallende Asymmetrie ihrer Körpergestalt ausgezeichnet; nicht immer handelt es sich um eine eigentliche spiralige Torsion des Körpers, wie sie ja sehr vielfach vorkommt, sondern nur um einen asymmetrischen Auswuchs, asymmetrisch gelagerte Organellen etc. Die Folge der Asymmetrie macht sich geltend, wenn bei der Vorwärtsbewegung der Reibungswiderstand des Wassers wirkt. Dann führen solche Formen eine rotierende Bewegung aus, sie bohren sich durch die von ihnen bewohnte Flüssigkeit hindurch. Ich erinnere nur an die zahlreichen Flagellaten mit dieser Bewegungsform: Eugleniden (vgl. Phacus), Trypanosomiden etc., ferner an ciliate Infusorien, wie Paramaecium, Drepanomonas dentata, Urozona, Blepharisma und viele andere.

Solche asymmetrische Formen sind es auch, welche bei Schreckbewegungen ganz automatisch infolge ihres Baues eine charakteristische Aenderung ihrer Bewegungsbahn vornehmen, wie das schon oben im physiologischen Kapitel (S. 136 und 137) erörtert worden ist.

## C. Anpassung der Ernährungsweise.

### 1. Allgemeines.

Die Packer und Strudler, welche wir oben unterschieden, zeigen, je höher ihre Gesamtorganisation ist, um so ausgesprochenere Anpassungen an die Art ihrer Nahrungsaufnahme. Während die Strudler in der Hauptsache Pflanzen-, Bakterien und Detritusfresser sind, sind die Packer meistens Raubtiere, welche zur Bewältigung ihrer aus kleinen Metazoen und Protozoen bestehenden Beute einer gewissen Körperschnelligkeit und besonderer Modifikationen des Mundapparates bedürfen.

So finden wir bei manchen Formen die Fähigkeit entwickelt, ihre Mundöffnung und ihren Schlund ganz außerordentlich zu erweitern, um große Objekte verschlucken zu können (vgl. Coleps hirtus, S. 93, Fig. 107). Andere Formen sind durch besondere Anpassungen befähigt, größere Organismen, welche oft viel größer sind als sie selbst, zu bewältigen, indem sie deren Körper an einer Stelle anbohren und den flüssigen Inhalt heraussaugen. So verfahren die Vampyrelliden, welche vielfach pflanzliche Zellen (Algen, Diatomeen) anfallen. Auch Flagellaten (Colpodella pugnax) und Ciliaten (z. B. Didinium nasutum, Fig. 292) wenden diese Methode an. Bei letzteren ist der Bau der Mundregion, welche förmlich einen Saugrüssel darstellt, für diese Ernährungsweise sehr geeignet. Ueberhaupt besitzt eine ganze Anzahl der Ciliaten mit Reusenapparaten die Fähigkeit, diese in Form eines

Mundzapfens vorzustülpen, um unter Erweiterung der Mundöffnung die Nahrung gegen das Entoplasma hineinzupressen. Manche Arten strecken dabei lippenartige Wülste vor (Trachelocerca). Mit Hilfe der die Mundröhre versteifenden Reusenstäbe vermögen sie im Verhältnis zu ihrer eigenen Körpergröße sehr umfangreiche Organismen zu überwältigen und hinabzuschlingen.

Wir erwähnten schon oben die Fähigkeit mancher Protozoen, durch Ausscheidung einer giftig wirkenden Substanz ihre Opfer zu lähmen. Wir führten dies für Rhizopoden und Suctorien an. Bei Ciliaten finden wir bisweilen ähnliche lähmende Einflüsse auf die Beute. Nach Blochmann u. a. ist die Lähmung bewirkt durch gewisse eigenartige Angriffswaffen der betreffenden Arten, durch „Trichiten". Dieselben werden gewöhnlich mit den Trichocysten ver-

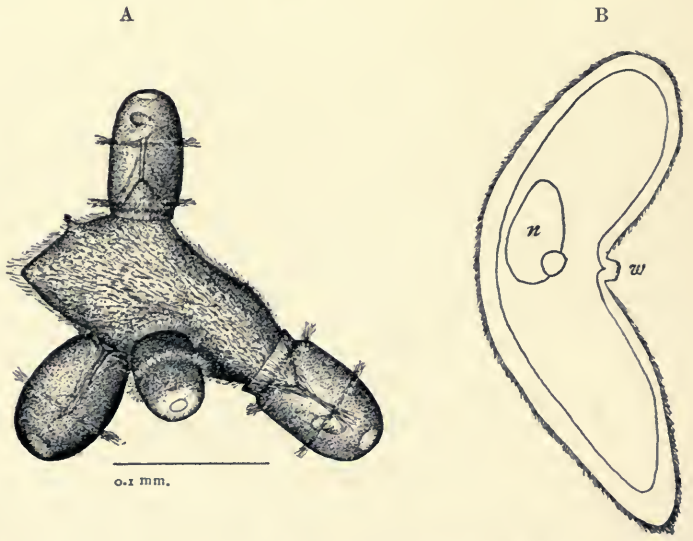



Fig. 292. A Vier Exemplare von Didinium nasutum fallen ein Paramaecium an. B Umrisse eines Paramaecium. welches von einem Didinium gepackt worden war. *n* Kern, *w* Wunde an der Angriffsstelle. (Nach Mast.)

glichen. Trichocysten sind im Corticalplasma liegende, besonders bei holotrichen Infusorien weitverbreitete stäbchen- und spindelförmige Gebilde, welche durch ihre starke Lichtbrechung auffallen. Sie sind vielfach in kleinen Gruppen an verschiedenen Stellen im Körper angehäuft oder ziemlich gleichmäßig über dessen Oberfläche verteilt, zu welcher sie senkrecht stehen. Bei Einwirkung von chemischen Reizen oder von Druck werden sie ausgeschnellt, wobei sie zu langen Fäden werden, deren Enden bei manchen Infusorien im Körper stecken bleiben (z. B. Lionotus), während sie bei anderen (z. B. Paramaecium, Fig. 293, 295) ganz ausgestoßen werden. Man hat diese Bildungen als Angriffs- und Schutzwaffen gedeutet; doch ist diese Deutung unsicher, und es ist möglich, daß die Ausstoßung nur bei starken Reizen infolge von Quellungserscheinungen erfolgt.

Viel bestimmter sind die Angaben über die Trichiten-Apparate, welche sehr an die Reusenapparate erinnern und auch als deren mor-

phologische Vorstufe betrachtet werden (vgl. Fig. 294, Enchelyodon farctus). Während die Reusenapparate auch bei starken Reizen nicht vollkommen ausgestoßen werden, sind die Trichiten bei Reizungen ausschnellbar. Es sind wechselnde Zahlen von solchen meist in der Umgebung der Mundöffnung vorhanden, während Reservetrichiten im Körper an verschiedenen Stellen liegen können. Die Trichiten werden z. B. bei Trachelophyllum apiculatum nach Blochmanns Beobachtung beim Fang anderer Infusorien ausgeschleudert, worauf dieselben sofort wie gelähmt erscheinen, nur mehr zitternde Bewegungen mit den Bewegungsorganellen ausführen „und dann ganz bewegungslos allmählich hinabgewürgt" werden.

Fig. 293.

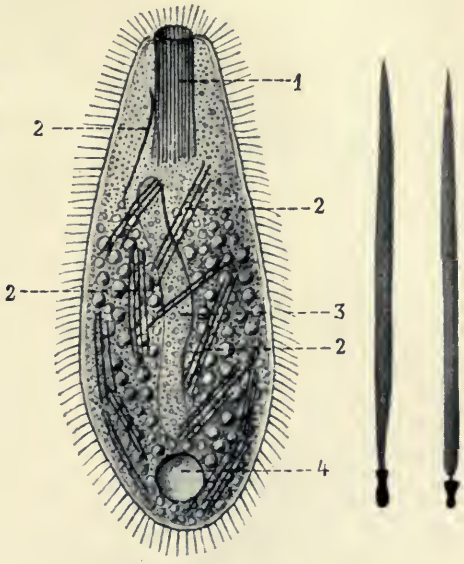



Fig. 294.



Fig. 295.

Fig. 293. Didinium nasutum greift Paramaecium an und zieht einen Fortsatz von Plasma an der gepackten Stelle aus dessen Körper. Ausstoßung der Trichocysten durch Paramaecium. (Nach Mast.)

Fig. 294. Enchelyodon farctus Clap. u. Lachmann. *1* Trichitenbündel. *2* Trichiten. *3* Makronucleus. *4* kontraktile Vakuole. (Nach Blochmann aus Lang.)

Fig. 295. Ausgestoßene Trichocysten von Paramaecium. (Nach Schuberg.)

Eine besonders eigenartige Anordnung von Trichocysten, welche auch deren Deutung als Waffen sehr zu stützen geeignet ist, hat neuerdings Penard bei Legendrea bellerophon beschrieben; dieses Infusor ist an den Längsseiten des Körpers mit jederseits 8—10 Fortsätzen versehen, welche Batterien von Trichocysten tragen. Diese Fortsätze werden — wenn das Tier auf Beute lauert (?) — enorm verlängert (Fig. 296 b). Nach der Ausstoßung zeigen sie an ihrer Spitze einen klebrigen Tropfen, den Penard für das Gift der Trichocyste hält (Fig. 296 d). Er vermutet, daß die Trichocysten einen komplizierteren Bau, nach Art der Nesselkapseln, haben.

Wie wir oben im Kapitel über die Physiologie der Protozoen (S. 87) schon erwähnten, fressen viele Protozoen alle möglichen

organischen Bestandteile des umgebenden Wassers, lebende und tote Organismen, Teile von solchen und nehmen vielfach gleichzeitig anorganische Körper auf. Sie sind also im allgemeinsten Sinn omnivor. Ihnen stehen solche Formen gegenüber, welche nicht nur eine sehr spezialisierte Nahrung aufnehmen, wie die Chlamydodonten unter den Infusorien (fressen fast ausschließlich Diatomeen und Oscillarien),

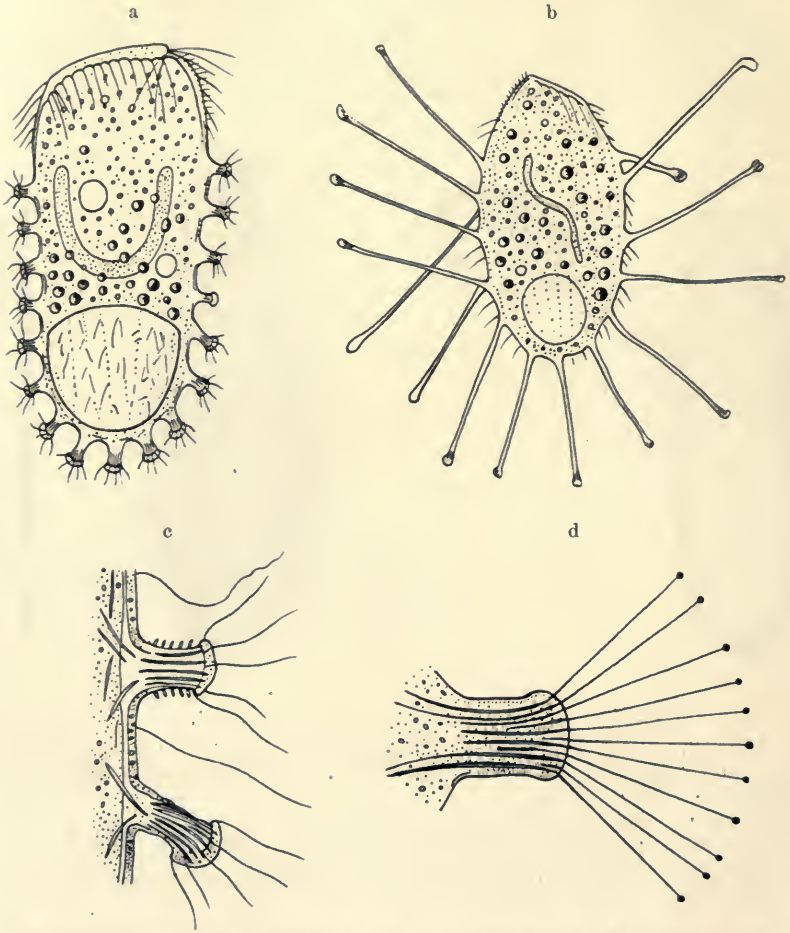



Fig. 296. Legendrea bellerophon Pen. a Schwimmform des Infusors mit eingezogenen Trichocystententakeln. b Lauerform des Tiers mit ausgestreckten Trichocystententakeln. c Tentakel mit Wimperkranz und Trichocysten. d Tentakel mit ausgestoßenen Trichocysten. a und b Vergr. ca. 400, c Vergr. ca. 800, d Vergr. ca. 1200. (Nach Penard.)

sondern manche Formen sind sogar extrem monophag. Amphileptus, Didinium, Lionotus, Dileptus u. a. fressen nur Ciliaten, Loxodes nur Protophyten, Amphileptus Claparedei sogar nur Vorticellinen. Die parasitischen Protozoen sind vielfach noch viel extremer spezialisiert, indem sie oft nur bestimmte Organe, Gewebe, Zellen oder sogar Zellkerne aufsuchen und deren Substanz zu ihrer Nahrung verwenden.

## 2. Saprozoen. Infusionstiere.

Wir haben oben gesehen, daß die Protozoen zur Entfaltung ihrer Lebenstätigkeit auf das Vorhandensein von Wasser angewiesen sind. Während nun aber an manchen Orten das Wasser von Protozoen wimmelt, ist es an anderen Orten von ihnen sehr spärlich bevölkert. Feuchter Sand z. B., den wir als gelegentlichen Wohnort von Protozoen angaben, enthält im besten Fall nur sehr spärliche Individuen. Das Wasser der Quellbäche und unserer gut angelegten Wasserleitungen ist ebenfalls sehr arm an Protozoen, es dürften sich kaum einige wenige Individuen im Kubikmeter finden.

Dagegen steigt die Zahl der Protozoen mit der Zunahme organischer Beimengungen; sie ist noch gering in den rascher fließenden Flüssen, aber schon in deren seichteren Uferregionen, den Sümpfen, Gräben, Seen, Teichen und Tümpeln finden wir normalerweise größere Zahlen. Besonders an den Stellen, wo Pflanzen verfaulen, wo dauernd oder gelegentlich Leichen von Organismen, organische Abfallstoffe u. dgl. ins Wasser geraten, da kann sich die Menge der Protozoen enorm steigern. In „gedüngten“ Teichen wimmelt es von solchen in großer Arten- und Individuenzahl.

Viele der Formen, welche an solchen Orten gedeihen, nützen die vorhandenen organischen Verbindungen nicht direkt aus; sie sind vielmehr Bakterienfresser. Die Bakterien ernähren sich von den gelösten organischen Verbindungen, und sie erst dienen vielen Rhizopoden und Ciliaten als Nahrung. So sind unter letzteren die Mehrzahl der Aspirotrichen (Paramaecium und Verwandte), der Peritrichen und manche Heterotrichen Bakterienfresser. Ihre kleine Mundöffnung, der geringer Erweiterung fähige Schlund erlaubt ihnen nicht, größere Organismen zu verschlucken, gestattet ihnen aber wohl die Aufnahme von allerhand anderen kleinen Organismen (z. B. Schwärmsporen) und von Trümmern organischen Materials (Fetzen von Tier- und Pflanzenleichen, Stärkekörnern, Fetttropfen etc.). Formen mit größeren Mundöffnungen und erweiterungsfähigem Schlund nehmen vielfach mit größeren Nahrungskörpern auch solche kleine Objekte auf.

Wir können daher unter den Protozoen, welche geformte Nahrung aufnehmen, 4 Gruppen unterscheiden, welche untereinander aber nicht scharf geschieden sind:

1) Bakterienfresser,
2) Detritusfresser,
3) Pflanzenfresser (Algen- und Diatomeenfresser),
4) Kleinraubtiere.

Die meisten Formen nehmen eine gemischte Nahrung zu sich, verhältnismäßig zahlreich sind Bakterien- und Detritusfresser, nicht allzu viele Formen sind ausschließlich Pflanzenfresser oder Kleinraubtiere. Die Bakterienfresser reinigen direkt das Wasser von Bakterien und tragen nicht selten zur Beseitigung pathogener Bakterien, z. B. von Typhus-, Cholerabacillen usw., erheblich bei, wie für Flagellaten und Ciliaten (Bodo, Colpoda etc.) experimentell nachgewiesen werden konnte.

Diesen Formen allen stehen die ohne Mundöffnungen sich ernährenden Protozoen gegenüber, welche also auf die Aufnahme gelöster Nährstoffe angewiesen sind. Die holophytischen Formen haben wir oben schon gewürdigt (S. 78).

Formen, welche ebenfalls ihre Nahrung in flüssiger Form durch Osmose durch die Körperwand aufnehmen, sind die Saprozoen (entsprechend dem Ausdruck Saprophyten, der angewandt wird, wenn es sich um pflanzliche Organismen handelt), viele Kommensalen und Parasiten. Wir haben ja oben (S. 83) gesehen, daß die holophytische Lebensweise direkt in die saprozoische übergehen kann. Bei solchen Formen wird organische Nahrung in gelöster Form aus der umgebenden Flüssigkeit aufgenommen. Sie sind meist mit Sicherheit von holophytischen Vorfahren abzuleiten, wie z. B. Polytoma uvella, Chilomonas paramaecium, wenn sie nicht sogar, wie die farblosen Euglenen, nur Varietäten von solchen darstellen. Viele Formen, welche holophytischen Verwandten sehr nahestehen, leben in fauligen oder sonstwie an organischen Bestandteilen reichen Flüssigkeiten, indem sie geformte Nahrung, vor allem Bakterien und kleine Protozoen fressen. Wahrscheinlich dienen auch solchen Formen, von denen manche ihre Chromatophoren behalten, andere sie verloren haben, die gelösten organischen Stoffe beim Stoffwechsel; denn es ist nicht anzunehmen, daß sie die Fähigkeit zur osmotischen Stoffaufnahme, welche für holophytische Ernährung so charakteristisch ist, vollkommen verloren haben. Wir finden derartige Protozoen in Wasseransammlungen, welche sehr reich an organischen Zersetzungsprodukten sind: in Mistjauche, in Dung und Kot, in Moorgräben, Sumpfwasser, in den Körperhöhlen größerer Tiere etc. Manche Formen kommen auch in den sogenannten Infusionen vor.

Es ist hier der Ort, über die Infusionen, welche in der Geschichte der älteren Protozoenforschung eine so große Rolle gespielt haben, einige Bemerkungen einzufügen. Unter Infusionen versteht man Aufgüsse von Wasser auf Heu, Stroh, Gras, Moos etc. Nach einigen Stunden bis Tagen treten in den Aufgüssen in großen Mengen die „Infusionstiere“ oder „Aufgußtiere“ auf, eine Anzahl von Protozoenarten, deren Dauerformen an und zwischen den verschiedenen übergossenen Gegenständen hafteten und durch den Einfluß des Wassers zu neuem Leben erweckt wurden.

Hauptsächlich sind es Mastigophoren und Ciliaten, und vor allem unter ihnen die Bakterienfresser, welche in solchen Infusionen auftreten, so vor allem Monas, Oicomonas, Bodo, Colpoda cucullus, Colpoda Steinii, Chilodon cucullulus, Colpidium colpoda, Paramaeciumarten, Vorticella microstoma, dazu ferner Vahlkampfia und Amoebaarten usw.

Solche Formen sind es jedenfalls, welche stets in Infusionen unter den Protozoen als erste auftreten. Nachdem die organische Substanz der Infusion zuerst zahllose Bakterien hat keimen und wachsen lassen, erscheinen die bakterienfressenden Protozoen, auf solche folgen erst Formen, welche sich teils von Bakterien, teils von anderen Ciliaten ernähren (Stylonychia mytilus, Euplotes charon, Gastrostyla mystacea), und schließlich erscheinen die reinen Ciliatenfresser (Enchelys farcimen, Coleps hirtus etc.). Jede Gruppe erscheint erst dann in größerer Individuenmenge, wenn die nötige Nahrung für sie sich entwickelt hat. Zum Schluß, wenn die Fäulnisprozesse zum größten Teil abgeschlossen sind, treten auch grüne Flagellaten und Algen auf. Von dieser Zeit an erscheinen auch Metazoen, vor allem viele Rädertierchen, dann Nematoden, Gastrotrichen, auch Cyclopiden. Mit ihnen können alle möglichen Protozoen zum Vorschein kommen, welche keine echten In-

fusionstiere sind, und es entsteht ein kleiner Mikrokosmos, der sich ohne Zufuhr von außen lange Zeit erhalten kann.

Hat man durch Kochen Wasser und Infusionsmaterial keimfrei gemacht, so entstehen dennoch bevölkerte Infusionen, wenn man die Gefäße offen stehen läßt. Aus der Luft senken sich in das Gefäß Dauerstadien von Infusionsorganismen, welche — allerdings oft erst nach Verlauf einer geraumen Zeit — die Infusion reichlich beleben.

Woodruff hat systematische Versuche über die Herkunft der Bevölkerung von Infusionen gemacht. Er fand, daß relativ wenig Formen durch die Luft in die Infusionen gelangen. Meist dauerte es wochen- bis monatelang, ehe sich in sterilisierten, offen stehenden Aufgüssen reichlicheres Leben entwickelte. Das stimmt gut mit den Erfahrungen von Puschkarew überein, welcher ausgedehnte Untersuchungen über die Verbreitung der Süßwasserprotozoen durch die Luft ausgeführt hat. Er stellte fest, daß nur relativ wenig Protozoencysten in höheren Luftschichten sich schwebend oder vom Wind getragen erhalten können. Ihre Zahl nimmt etwas zu in Zeiten, in denen die Luft trocken und staubig ist und in denen viel Windbewegung herrscht. Der Staub, den Ehrenberg zu seinen Untersuchungen verwendete, ist in vielen Fällen kein geeignetes Ausgangsmaterial für eine ganz kritische Beurteilung der Frage, da er an den meisten Orten, wo er abgelagert wird, in Berührung mit Menschen und Tieren, besonders Vögeln und Insekten, kommen kann. Luft, welche in sterile Glasröhren in Wattebäusche eingesaugt wird, enthält nur sehr wenig Protozoencysten. Puschkarew fand in jeder solchen Röhre, nachgewiesen durch Einbringung der Wattebäusche in eine geeignete Nährlösung, nur je eine Protozoenart. Er schließt daraus, daß jeweils nur eine Cyste vorhanden war; dies wird dadurch bekräftigt, daß erst nach längerem Durchpumpen der Luft durch die Glasröhren sich später in den angelegten Kulturen überhaupt Protozoenwachstum nachweisen ließ. Puschkarew berechnet, daß etwa 2,5 Protozoencysten in 1 cbm Luft enthalten sind.

Die gleichen Resultate ergaben Versuche mit in sterilem Trichter aufgefangenem Regenwasser; nur im Anfang eines Regengusses enthält das Regenwasser Protozoencysten, welche mechanisch mitgerissen wurden — ein schöner Beweis für die luftreinigende Wirkung des Regens.

Die besten Ergebnisse hatte Puschkarew, als er sterilisierte Nährlösungen in sterilen, flachen Schalen, welche er zum Schutz vor Berührung mit Tieren mit Drahtnetzen überdeckt hatte, im Freien aufstellte. Seine Resultate waren etwas günstiger als die von Woodruff, indem im Sommer oft schon nach wenigen Tagen mehrere Protozoenarten sich fanden, während im Winter und besonders in niederschlagreichen Zeiten auch nach 25 Tagen sich manchmal kein einziges Protozoon entwickelt hatte.

In der Luft konnte Puschkarew auf diese Weise die Cysten von nur 13 Protozoenarten nachweisen: von Rhizopoden Amoeba und Vahlkampfia, von Mastigophoren Monas, Bodo und ähnliche Formen, von Ciliophoren nur Colpodaarten. Er ist daher der Meinung, daß Luft und Luftströmungen eine sehr geringe Rolle bei der Ausbreitung der Süßwasserprotozoen spielen.

Dieser Schluß ist nicht berechtigt. Wohl werden Vögel (nach de Guerne), Wasserkäfer (nach Migula), Amphibien, Säugetiere etc.

sehr durch den ihnen anhaftenden Staub und Schlamm zur Ausbreitung der Tümpelbewohner beitragen. Aber Windströmungen werden sicher dicht über der Erde mit Erd- und Staubteilen, Grashalmen, Blättern, Stroh usw. viele Cysten verbreiten, wie sie ja auch imstande sind, Sand- und Erdteile vor sich herzublasen. Hat doch Puschkarew selbst gezeigt, daß die Protozoen bei der Encystierung sich meist an feste Gegenstände ankleben, welche unter Umständen sicherlich vielfach vom Winde mitgeführt werden, allerdings ohne sich in höhere Luftschichten zu erheben.

Das stimmt auch gut mit den Resultaten von Woodruff überein, welcher in seinen Infusionen den überwiegenden Anteil feststellte, den die festen Teile, also Heu, Stroh usw., zur Besiedelung der Infusion liefern. Er fand, daß auch das gewöhnliche Leitungswasser nicht sehr viel Protozoenkeime enthält, wenn auch mehr als die Luft. Er nimmt ferner an, daß es günstiger ist, gekochtes Wasser zum Ansetzen der Infusionen zu verwenden, da das Brunnenwasser oft Bakterien enthalte, die das Wachstum der Protozoen ungünstig beeinflussen. Das wird wohl an den verschiedenen Oertlichkeiten sich verschieden verhalten.

In einer Heuinfusion senkt sich nach einiger Zeit das aufgeweichte Heu an den Boden des Wassers; Bakterien entwickeln sich in großer Menge, sind zunächst ziemlich gleichmäßig in der Flüssigkeit verbreitet, die sie trüben, und bilden etwa am 3. Tag eine „Zoogloea", eine Bakterienhaut an der Oberfläche; nach etwa einem Monat, eventuell früher sinkt diese zum Heu an den Grund oder wird allmählich dünner und verschwindet. Den verschiedenen Verhältnissen an der Oberfläche, in der Mitte und am Grund einer Infusion entsprechend, findet sich in den drei Regionen eine verschieden reiche Protozoenfauna, die aber aus denselben Arten zusammengesetzt ist: am reichsten an der Oberfläche und am Grund, arm in der Zwischenschicht. Am reichsten pflegt die Oberfläche zu sein, wenigstens was die freischwimmenden Formen anlangt; nur die Amöben häufen sich am Grund an. In der Aufeinanderfolge der Arten lassen sich Gesetzmäßigkeiten nachweisen; Woodruff fand in seinen Kulturen mit großer Regelmäßigkeit folgende Reihenfolge im Auftreten der Protozoenarten: 1) Monaden (d. h. Monas, Oicomonas, Bodo etc.), 2) Colpoda, 3) Hypotrichen (Oxytricha, Stylonychia, Urostyla, Gastrostyla etc.), 4) Paramaecium, 5) Vorticella, 6) Amoeba. Jede dieser Gruppen zeigte nach ihrem Auftreten ein Anwachsen, welches mehrere tausend pro Kubikzentimeter erreichte, um dann rasch abzunehmen, eventuell ganz zu verschwinden. Dementsprechend findet man in den späteren Stadien der Infusion, besonders in der Grundregion viele tote und encystierte Tiere. Die erreichten Zahlen während des Maximums einer Art sind oft enorm; so zählte Woodruff im Kubikzentimeter der Oberfläche seiner Infusionen 1000—8000 Monaden, 2500—15000 Colpoda, 300 bis 560 Hypotrichen, 1100—3700 Paramaecium, 100—3500 Vorticella und 1000—5700 Amöben (vgl. Fig. 297). Im allgemeinen ist die Reihenfolge der Maxima und des Verschwindens dieselbe wie die des Auftretens der Arten. Nur Amoeba macht eine Ausnahme, indem sie zwar nach Vorticella auftritt, aber vor ihr ihr Maximum erreicht und vor Paramaecium und Vorticella verschwindet. Man ersieht hieraus, daß die Vermehrungsrate eine gewisse Rolle für die gesetzmäßige Folge spielt. Hauptsächlich scheint die Bakterienflora und die Ernährung der ein-

zelnen Arten von Bedeutung zu sein, indem eine Art die Nahrung der anderen oder diese selbst wegfrißt, z. B. Colpoda die Bakterien der Monaden, die Hypotrichen die Colpoda selbst usw. Chemische Aenderungen der Infusionsflüssigkeit spielen in den Versuchen Woodruffs nach seiner Meinung eine geringere Rolle, wenn er auch eine die Vermehrung hemmende Wirkung der Exkretstoffe bemerkte. Nach meinen Erfahrungen jedoch spielt die Entwicklung bestimmter Bakterien und Protozoen auch dadurch eine wichtige Rolle, indem ihre Stoffwechselprodukte andere Arten schädigen und die Ursache der vielen Leichen am Boden einer älteren Infusion sind.

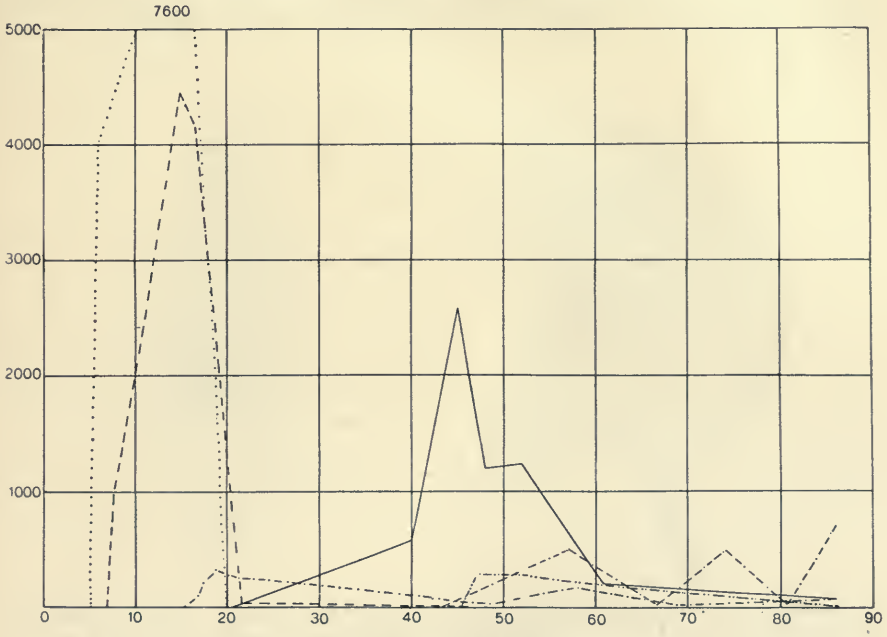



Fig. 297. Graphische Darstellung des Auftretens, der Zunahme und des Verschwindens der einzelnen Protozoenarten in einer Infusion. Die Ordinaten geben die Zahl der Individuen einer Art in 1 ccm an der Oberfläche der Infusionen. Auf der Abszisse ist die Zahl der Tage der Beobachtung der Infusion aufgetragen. Es bedeuten: ..... „Monaden", - - - - Colpoda, ----- Hypotrichen, ——— Paramaecium, ..... Vorticella, ..... Amoeba. (Nach Woodruff.)

Wie die Infusionen, so sind auch andere Wasseransammlungen von bestimmter Beschaffenheit durch eine Protozoenfauna von eigenartiger Zusammensetzung charakterisiert. In Mistjauche finden sich regelmäßig Euglena, Polytoma, Chlamydophrys stercorea und einige andere Formen. In natürlichen Wasseransammlungen, welche reichlich verwesende Pflanzenstoffe enthalten, und wo eine Entwicklung von Schwefelwasserstoff stattfindet, findet sich eine eigenartige Mikrofauna, welche Lauterborn als sapropelische Fauna bezeichnet hat. Die hierhergehörigen Formen müssen annähernd oder vollkommen anoxybiotisch (vgl. S. 104) sein. Zwischen zahlreichen Schwefelbakterien und Oscillarien findet man da hauptsächlich: Frontonia leucas Ehrb., Prorodon ovum Ehrb., Spirostomum ambiguum Ehrb.,

Pelomyxa palustris Greef, Pelomyxa binucleata Gr. und andere Rhizopoden, dazu noch eine ganze Anzahl eigenartiger Ciliaten, welche bisher nur an solchen Orten gefunden worden sind: Dactylochlamys pisciformis Lauterb., Discomorpha pectinata Lev. (Fig. 298 A u. B), Saprodinium dentatum Lauterb., Pelodinium reniforme Lauterb. usw. Diese Formen besitzen vielfach sehr auffallende, bizarre Gestalten und erinnern uns dadurch an die unter ähnlichen Verhältnissen vorkommenden Kommensalen bei Wiederkäuern und Insekten.

Die sapropelische Fauna ist nur biologisch, nicht physiologisch charakterisiert: wenn auch die extrem angepaßten Formen rein anoxybiotisch und saprozoisch leben werden, so sind doch viele Mitglieder dieser Fauna Bakterienfresser, Detritusfresser, Kleintierfresser und Allesfresser.

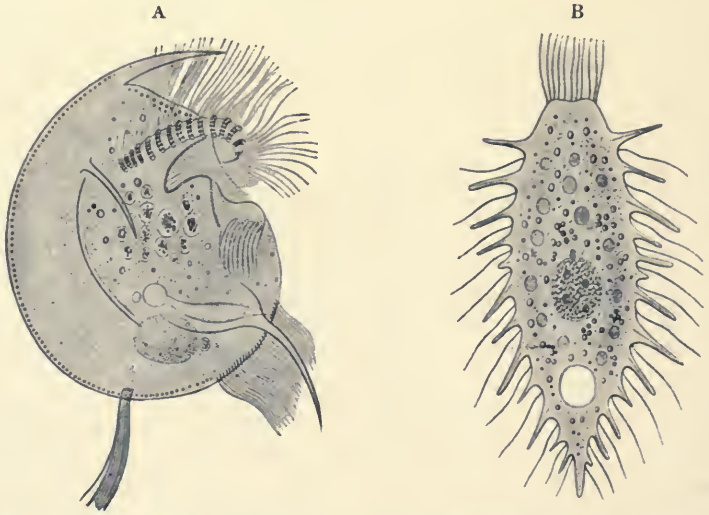



Fig. 298. Sapropelische Infusoren. A Discomorpha pectinata Levander. Rechte Körperseite. Vergr. 650. B Dactylochlamys pisciformis Lauterborn. Optischer Querschnitt durch das Körperinnere. Vergr. ca. 600. (Nach Lauterborn.)

Wie schon vor längerer Zeit Bunge hervorgehoben hat, müssen wir annehmen, daß von ähnlich lebenden Formen die echten Parasiten sich entwickelt haben. Denn keine anderen Tiere leben in der freien Natur unter Verhältnissen, welche so sehr den Lebensbedingungen der in ganz oder fast ganz sauerstofffreiem Medium lebenden Darmparasiten ähneln, wie die sapropelischen Formen. Und ähnlich wie bei letzteren finden wir auch bei den Parasiten alle Stufen der Ernährungsanpassung an die speziellen Lebensbedingungen. Wir können die Parasiten daher ebenfalls nur biologisch und nicht physiologisch charakterisieren, wie aus dem nachfolgenden Abschnitt hervorgehen wird.

## 3. Parasitismus bei den Protozoen.

### a) Parasiten und Parasitismus.

Der Parasitismus ist, wie jede Eigenschaft, welche von Organismen der verschiedensten Abteilungen leicht erworben wird, sehr schwer scharf zu definieren. Denn es existieren die mannigfaltigsten Ab-

stufungen und Uebergänge, welche z. B. räuberische Tiere mit Parasiten verbinden. Im Pflanzenreich ist die Abgrenzung durch die abweichende Form der Plasmasynthese gegeben; wollten wir dieselbe Definition, welche für den pflanzlichen Parasiten gilt, auf den tierischen übertragen, so müßte die Definition folgendermaßen lauten:

Parasitische Tiere sind solche, welche einem anderen Organismus Körpersubstanzen oder fertige Nährsäfte entziehen, indem sie dabei den Körper ihres Wirtes auf kürzere oder längere Zeit bewohnen.

Nun ist es aber üblich geworden, unter parasitischen Tieren alle diejenigen zu verstehen, welche sich „zum Zweck der Nahrungsaufnahme an oder in anderen lebenden Organismen aufhalten".

Unter diese Definition fallen aber eine ganze Menge von Tieren, welche dem Organismus weder etwas entnehmen, noch ihm irgendwie zur Last fallen.

Wir können nach ihrem Aufenthalt zwei große Gruppen unterscheiden:

1) Ektozoen, welche am Wirt, und
2) Entozoen, welche im Wirt sich aufhalten.

Nach der Ernährungsweise können wir sie weiter einteilen, und zwar in:

1) Symbioten, d. h. solche Gäste, welche zwar von ihrem Wirt einen Vorteil beziehen, ihm aber auch durch gewisse Eigentümlichkeiten ihrer Lebensweise nützen.

2) Kommensalen, d. h. solche, welche die Lebensweise ihres Wirtes zu ihrer Ernährung benützen, indem sie entweder von seinen Nahrungsabfällen oder von Stoffen sich nähren, welche unbenützt den Verdauungskanal des Wirtes passieren. Im letzteren Fall handelt es sich oft um Tiere, deren Lebensweise derjenigen der Pflanzen, welche sich von faulenden Substanzen ernähren, entspricht; man nennt ihre Lebensweise daher eine saprozoische (vgl. S. 102). Alle diese Tiere stimmen darin überein, daß sie ihrem Wirt nichts entziehen, was zu seinem Gedeihen notwendig wäre.

3) Echte Parasiten, d. h. solche, welche der oben gegebenen ersten Definition entsprechen. Sie entziehen ihrem Wirt Körpersubstanz oder fertige Nährsäfte.

Wir können demnach insgesamt unterscheiden:

1) Ektokommensalen, 2) Entokommensalen,
3) Ektoparasiten, 4) Entoparasiten,
5) Ektosymbioten, 6) Entosymbioten.

Viele Parasiten besuchen ihren Wirt nur zur Nahrungsaufnahme; daher ist es manchmal praktisch, zwischen zeitweiligem (temporärem) und dauerndem (stationärem) Parasitismus zu unterscheiden.

Die wichtigsten in praktischer Beziehung sind die Entoparasiten, welche wir im speziellen Teil dieses Buches besonders ausführlich zu behandeln haben werden.

Nicht alle Gruppen der Protozoen waren gleich geeignet, Parasiten aus sich hervorgehen zu lassen; wir kennen bisher keine parasitischen Radiolarien und Foraminiferen. Und dies erscheint uns sehr natürlich, wenn wir bedenken, daß die typischen Vertreter dieser Gruppen des Protozoenstammes ebenso feste Anpassungen an ihre Lebensbedingnngen aufweisen, wie etwa die Sporozoen an den Parasitismus; denn von diesen kennen wir wiederum keine nichtparasitischen Formen. Aus allen anderen größeren Gruppen der

Protozoen sind aber Parasiten bekannt, sogar parasitische Dinoflagellaten sind neuerdings entdeckt worden.

Was die Wirte der parasitischen Protozoen anlangt, so ist hervorzuheben, daß keine Abteilung des Tierreiches von den letzteren verschont bleibt. Von den Protozoen selbst bis zum Menschen sind Angehörige aller Klassen und Ordnungen bisher schon als Wirte von parasitischen Protozoen nachgewiesen worden. Nur als Parasiten von Pflanzen scheinen sie selten in Betracht zu kommen. Das Vorkommen von gewissen amöbenartigen Formen bei holophytischen Flagellaten (Volvox, Haematococcus), sowie von Vampyrellen etc. bei Algen spricht nicht dagegen; denn diese Formen sind eigentlich als Zellräuber aufzufassen. Es blieben eigentlich nur die parasitischen Myxomyceten (Plasmodiophora) übrig. Die Ursache dieser merkwürdigen

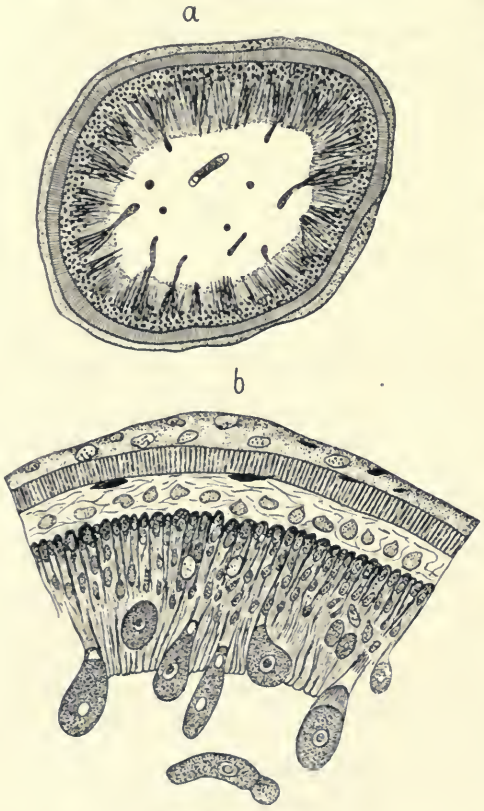



Fig. 299 a und b.

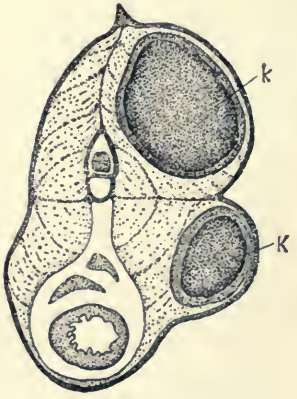



Fig. 300.

Fig. 299 a und b. Querschnitt durch den Darm einer stark mit Gregarinen infizierten Mehlkäferlarve, als Beispiel für Organparasiten. (Nach L. Pfeiffer.)

Fig. 300. Schnitt durch einen Stichling mit zwei Cysten (*k*) von Nosema anomalum in der Muskulatur als Beispiel für Gewebeparasiten. (Nach Thélohan aus Wasielewski.)

Tatsache ist nicht leicht zu verstehen. Vielleicht ist sie in dem seltenen Vorkommen eines cellulosespaltenden Ferments zu suchen.

In ihren Wirten bewohnen die Protozoen die verschiedensten Organe und Körperteile. Sie finden sich in der Haut, den Sinnesorganen, dem zentralen und peripheren Nervensystem, im Blut, im Darm und seinen sämtlichen Anhangsorganen, in Muskeln, Geschlechtsorganen usw. Ja sogar in Knochen und Knorpel sind jetzt parasitische Protozoen nachgewiesen. Je reicher an Flüssigkeit ein Organ ist, desto mehr scheint es dem Parasitismus ausgesetzt zu sein.

Nach dem speziellen Vorkommen können wir unter den Entoparasiten unterscheiden:

1) Organparasiten,
2) Gewebeparasiten und
3) Zellparasiten.

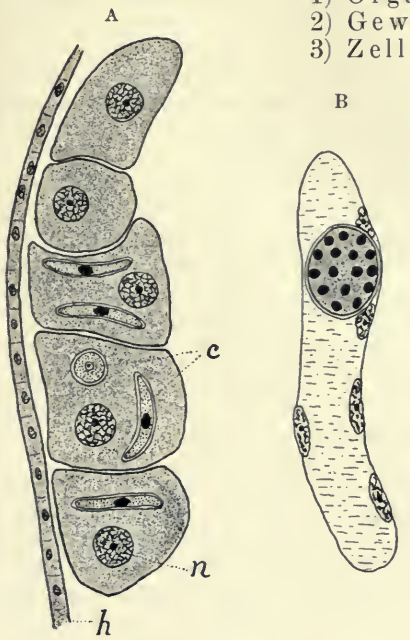



Fig. 301 A und B.

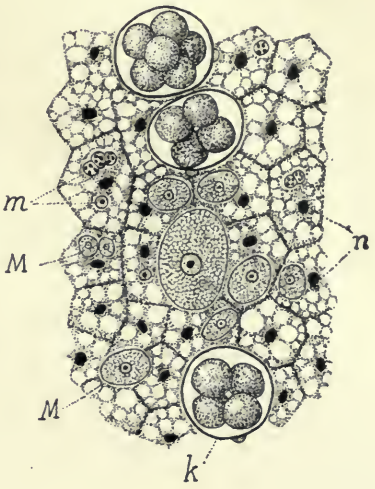



Fig. 302.

Fig. 301 A und B. Stadien der Coccidie Adelea Mesnili als Beispiel für Zellparasitismus. A Oenocyten von Tineola biseliella, infiziert mit jungen Adeleen (*c*). *n* Zellkern. *h* Hypodermis des Wirts. B Muskelzelle desselben einen Agamonten von Adelea enthaltend. (Nach Pérez.)

Fig. 302. Verschiedene Stadien der Coccidie Adelea Mesnili im Fettkörper von Tineola biseliella. Beispiel für Uebergang von Zellparasitismus zu Gewebeparasitismus. *M* junge Makrogameten. *m* junge Mikrogametocyten in den Zellen. *k* Zygoten und deren metagame Teilungsstadien, welche nach Zerstörung der Wirtszellen intercellular liegen. *n* Kerne der Wirtszellen. (Nach Pérez.)

Organparasiten sind diejenigen Formen, welche die Hohlräume von Organen des Wirtskörpers bewohnen.

Gewebeparasiten bewohnen intercellular, entweder frei oder von Cysten, welche der Wirt aus Lagen von Zellen um sie herum bildet, um-

Fig. 303 A—C. Cyclospora caryolytica, Coccidie des Maulwurfdarmes als Beispiel für Kernparasitismus. A Junge Coccidie. B Einwanderung in den Kern der Darmepithelzelle durch deren Plasma hindurch. C Abkugelung des Parasiten im Innern des Kerns der Wirtszelle. Der Parasit hebt sich hell von der dunkler gefärbten Wirtszelle ab. (Nach Schaudinn.)

hüllt, das Innere von Geweben der Muskeln, des Nervensystems, der soliden Eingeweide usw.

Zellparasiten bewohnen die Substanz von Gewebezellen.

Zu den Gewebeparasiten gehören beispielsweise auch Hautparasiten; soweit dieselben nicht ganz äußerlich nur aufsitzen, sondern im Gewebe schmarotzen, sind sie nicht als Ekto-, sondern als Entoparasiten zu bezeichnen.

Eine besondere Spezialisierung unter den Zellparasiten sind die Kernparasiten, welche in den Zellkernen schmarotzen. Aber meist sind sie nicht obligatorisch an diesen Aufenthaltsort gebunden, sondern können ebensowohl den Zellleib bewohnen.

Eine Stellung eigener Art nehmen auch die Blutparasiten ein; diese sind natürlich, soweit sie in den Blutkörperchen schmarotzen, Zellparasiten (Hämosporidien); diejenigen aber, welche das Blutplasma bewohnen, sind als Organparasiten zu bezeichnen, mit welchen sie auch in der Lebensweise mehr übereinstimmen, als mit Gewebeparasiten (Trypanosomen).

Zellparasiten können zu Gewebeparasiten werden, indem die von ihnen bewohnten Zellen zugrunde gehen, so daß sie in den intercellularen Lücken liegen bleiben (vgl. Fig. 302).

### b) Einfluß des Parasitismus auf Parasiten im allgemeinen.

Die besonderen und eigenartigen Verhältnisse, unter welchen Parasiten leben, bringen es mit sich, daß sie sich oft ganz erheblich von ihren freilebenden Verwandten unterscheiden. Die Veränderungen sind um so bedeutender und tiefer greifend, je ausgebildeter der Parasitismus ist; sie sind also fortgeschrittener bei Entoparasiten als bei Ektoparasiten.

Sie können von zweierlei Art sein: erstens erwerben die Parasiten neue Eigentümlichkeiten und zweitens bilden sie Organe und Fähigkeiten zurück oder verlieren sie gänzlich.

Rückgebildet werden Bewegungsorgane, Sinnesorgane, Schutzhüllen, aber auch ganze Entwicklungsstadien; sogar die Apparate zur Aufnahme, Zerkleinerung und Verdauung der Nahrung können der Rückbildung unterliegen. Denn alle diese Dinge sind für den Parasiten nicht mehr notwendig — je nach der Art seines Parasitismus — und sind auf einer mehr oder weniger fortgeschrittenen Stufe der Rückbildung, je nachdem das Tier an den Parasitismus mehr oder weniger hoch angepaßt ist.

Erworben werden von Parasiten zunächst Vorrichtungen, um sich im Wirt festzuhalten, also Haft- und Klammerorgane, welche Haken, Saugscheiben usw. darstellen können.

Die hauptsächlichsten Veränderungen der Parasiten betreffen aber die Organe und Vorrichtungen, welche der Fortpflanzung dienen. Bei den Metazoen unter ihnen ist die Befruchtung häufig durch Hermaphroditismus gesichert, Vervielfältigung der Geschlechtsorgane und andere Anpassungen wirken zum gleichen Ziel.

Vor allen Dingen pflegt aber bei den Parasiten die Fruchtbarkeit auf das ungeheuerlichste gesteigert zu sein. Parasiten bringen an Nachkommenschaft oft das Vieltausendfache von dem, was ihre freilebenden Verwandten produzieren, hervor.

Ganz selten nur entwickeln sich die Nachkommen parasitischer Organismen an dem Orte, wo sie entstanden sind. Meist verlassen sie ihre Eltern und damit ihren Wirt in einem Zustand, der eine

Weiterentwicklung nicht zuläßt, ohne daß bestimmte Wanderungen und schließlich die Einwanderung in einen neuen Wirt erfolgt sind.

Eine der interessantesten Erscheinungen des Parasitismus stellen die Zwischenwirte dar. Zwischen die geschlechtsreifen Generationen eines Parasiten schalten sich Zwischengenerationen ein, welche in Wirten aus anderen Tierarten schmarotzen. Meist besteht auch zwischen den beiden Wirten ein Zusammenhang, indem z. B. der Wirt des jüngeren Zustandes des Parasiten die Jagdbeute des Wirtes des geschlechtsreifen Zustandes, eines Raubtieres, ist.

Wir sehen also, daß der Parasitismus einen sehr bedeutenden Einfluß auf die Gestaltung und Entwicklung der Parasiten hat.

### c) Die Protozoen als Parasiten.

Auch die parasitischen Protozoen zeigen zahlreiche Anpassungen, durch welche sie die Vorteile ihres nahrungsreichen Aufenthaltsortes ausnützen und seinen Nachteilen begegnen. Diese Anpassungen sind um so einseitiger, je mehr das Tier von seiner parasitischen Ernährungsweise abhängig geworden ist. Wir sehen ja bei den Protozoen alle Uebergänge von Kommensalismus zu echtem Parasitismus.

Die Anpassungen sind um so einseitiger, je mehr die Parasitenspecies von der Wirtsspecies abhängig ist. Es sind ja die parasitischen Protozoen verschieden streng an ihren Aufenthaltsort gebunden. Während manche Formen sehr einseitig angepaßt sind, gibt es auch solche von weitgehender Vielseitigkeit.

Bemerkenswert ist schon die Tatsache, daß manche Gruppen von Parasiten auf bestimmte Gruppen von Wirten beschränkt sind: so die Sarcosporidien auf luftatmende Wirbeltiere, während Gregarinen bei Wirbeltieren noch gar nicht gefunden wurden.

Vielfach sind Sporozoen, Flagellaten usw. so eng an ihren Wirt angepaßt, daß wir aus der gleichen Parasitengattung verschiedene Arten bei den verschiedenen Arten einer Wirtsgattung finden; jede davon kommt nur in ihrem Wirt vor und kann auf seine Verwandten nicht übertragen werden.

Ein Beispiel von strenger Gebundenheit an den Wirt scheinen die Parasiten der menschlichen Malaria (die Agameten der Plasmodiumarten) darzustellen. Man findet sie ausschließlich beim Menschen. Die Befruchtung findet dagegen in einer ganzen Reihe von Anophelesspecies statt, in denen die metagame Vermehrung abläuft. Aber sie sind immer auf die Gattung Anopheles beschränkt und nicht imstande, bei den nächsten Verwandten dieser Schnakengattung, z. B. bei Culexarten, zu gedeihen.

Aehnliches gilt für zahlreiche Blut- und Darmparasiten usw.; vielfach sind solche in nahe verwandten Wirten unter ähnlichen Bedingungen vorkommende Parasiten morphologisch wohl unterscheidbar (z. B. viele Myxosporidien der Fische). In anderen Fällen sind aber die morphologischen Unterschiede gering oder fehlen ganz (für unser Wahrnehmungsvermögen); dann sind aber, z. B. bei den Trypanosomen, deutliche biologische Unterschiede vorhanden, indem eine Art z. B. nur in ihrem eigenen Wirt sich gut vermehrt, während sie in allen anderen nur kümmerlich oder gar nicht gedeiht; auch sind durch die Methode der Blutbiologie dann chemische (Stoffwechsel-) Unterschiede der Formen nachweisbar. Die Versuche zeigen, daß

bei solchen extrem angepaßten Parasiten die einseitige Anpassung verschieden streng fixiert sein kann. Wir vermuten, daß ein Parasit sehr innig an seine Wirtsspecies angepaßt ist, wenn er eine lange Reihe von Generationen nur in derselben gelebt hat, während Formen, welche oft ihren Wirt gewechselt haben, eine größere Labilität aufweisen.

Für manche Formen ist es ja bekannt, daß sie unter natürlichen Verhältnissen verschiedene Wirtsarten befallen, z. B. Trypanosoma Brucei, Coccidium cuniculi, Ichthyophthirius multifiliis usw.

Nahe verwandte Formen verhalten sich oft auffallend verschieden; während man z. B. Trypanosoma Brucei und Tr. Lewisi in Ratten nebeneinander im gleichen Blut züchten kann, verschwindet Tr. Lewisi, und nur Tr. Brucei pflanzt sich lebhaft fort, wenn man von diesem Blut Hunden injiziert.

Auch die Beziehungen der parasitischen Protozoen zu den Teilen des Wirtsorganismus sind je nach den Arten wechselnd. Während die einen nur ein Organ, nur ein Gewebe, ja nur eine bestimmte Zellenart aufsuchen, können andere in fast allen Teilen ihrer Wirte ihr Fortkommen finden.

So finden wir denn die merkwürdigen ciliaten Infusorienformen der Huftiere beim Pferd nur im Blinddarm, bei den Wiederkäuern nur im Pansen und Netzmagen vor. Die Mastigophore Lamblia intestinalis kommt nur im Dünndarm vor; die Gregarinen findet man nur in Darm, Cölom oder Geschlechtsorganen ihrer Wirte.

Die Coccidien sind stets Zellparasiten, und zwar kommen sie fast nur in Epithelzellen vor; die Hämosporidien sind in ihren agamen Stadien an die roten Blutkörperchen gebunden; die Sarcosporidien scheinen ausschließlich in Muskelzellen vorzukommen.

Im Gegensatz hierzu findet sich der Parasit der Barbenseuche, Myxobolus Pfeifferi, in fast allen Organen des Wirtes, im Bindegewebe des Darms, in Niere, Milz, Leber, Ovarium und vor allem in den Muskeln. Eine ähnlich weite Verbreitung in seinem Wirt hat der Erreger der Pébrinekrankheit der Seidenraupe, Nosema bombycis.

Im allgemeinen sind die Zellparasiten Arten, welche sich nur durch osmotische Stoffaufnahme ernähren, Organ- und Gewebeparasiten können sowohl diese Ernährungsform besitzen als auch geformte Nahrung aufnehmen; doch überwiegen unter den Organparasiten die Formen, welche geformte Nahrung aufnehmen, während unter den Gewebeparasiten die auf flüssige Nahrung angewiesenen Protozoen vorherrschen.

---

Je nach der spezifischen Form des Parasitismus, dem Ort, an welchem der Parasit seinen Sitz hat, und den Möglichkeiten, welche seine Lebensbedingungen für ihn darbieten, finden wir bei den parasitischen Protozoen jene Anpassungen ausgebildet, welche wir oben als kennzeichnend für die parasitischen Metazoen anführten.

Die Vorteile ihres Aufenthaltsortes, welcher ihnen fast immer einen Ueberfluß von Nahrung und Schutz vor äußeren Schädigungen darbietet, haben in der Regel eine Reihe von Rückbildungen zur Folge.

Bei vielen Formen finden wir Verlust der zur Nahrungsaufnahme dienenden Organellen; so sind sehr viele parasitische Protozoen mundlos, wie z. B. unter den Ciliaten die Astomata: Opalina u. a.

Daß die meisten parasitischen Protozoen keine kontraktilen Vakuolen besitzen, ist wohl nicht als Rückbildung aufzufassen; denn sie teilen diese Eigenschaft mit vielen marinen Protozoen. Sie beruht wohl nur auf den osmotischen Druckverhältnissen.

Dagegen ist die Rückbildung des Ektoplasmas und seiner Differenzierungen, vor allen Dingen der Bewegungsorganellen, ein charakteristisches Kennzeichen vieler hoch angepaßten Parasiten. Wir sehen, daß bei ihnen die vegetativen Zustände unbeweglich sind, und nur in den Fortpflanzungsperioden tritt wieder das Bedürfnis nach Beweglichkeit und damit die Ausbildung der nötigen Organellen: Pseudopodien, Geißeln, Cilien ein.

Ebenso auffallend ist, daß z. B. bei Myxomyceten, Coccidien und Flagellaten Vermehrungsvorgänge, welche sich sonst in Cysten ab-

Fig. 304.

Fig. 305.

Fig. 304. Pterocephalus nobilis, dessen Haftorgane sich zwischen die Darmepithelzellen des Wirts erstrecken. (Nach Léger und Duboscq.)

Fig. 305. Pyxina Moebuszi, deren Haftapparat bis zur Basalmembran der Wirtszelle reicht. (Nach Léger und Duboscq.)

spielen, frei vor sich gehen. Schutzhüllen brauchen eben diejenigen Zustände der parasitischen Protozoen, welche ganz im Körper des Wirts ablaufen, nicht, und daher sind auch keine solchen ausgebildet.

Die Besonderheiten der einzelnen Aufenthaltsorte haben spezielle Anpassungen zur Folge. Werden die Parasiten z. B. von einem lebhaft bewegten Medium umspült, so verzichten sie entweder auf die freie Beweglichkeit oder sie besitzen besonders hoch entwickelte Bewegungsfähigkeit. Im ersteren Fall, bei Ektoparasiten und Darmparasiten, treten besondere Haftorgane auf, welche die Tiere an der Unterlage fixieren. So sind bei den Gregarinen oft komplizierte Haftapparate, Epimerite, ausgebildet, mit denen sie während der längsten Periode ihres Lebens an dem Darmepithel ihres Wirts festhaften (vgl. Fig. 304 und 305). Manche Autoren (Léger) sind übrigens der Ansicht, daß die komplizierten Epimerite, besonders solche, die

fast wie Wurzelbildungen aussehen, auch zum Aufsaugen von Nahrung aus den Zellen des Wirts dienen. Gemahnen uns diese Haftapparate der Gregarinen oft an die Hakenbildungen der Cestoden, so werden wir durch die Saugscheiben parasitischer Flagellaten (Lamblia) und Ciliaten (Astomata) an Trematoden erinnert.

In der bewegten Blutflüssigkeit haften die Protozoen entweder an den Blutzellen oder in deren Innerem, oder sie besitzen eine geeignete Form, um mit Hilfe ihrer kräftigen Bewegungen im Blut schwimmen zu können. Im letzteren Fall befinden sich zahlreiche Blutparasiten, vor allem die Trypanosomen, welche durch eine langgestreckte, zu schlängelnden Schwimmbewegungen sehr geeignete Gestalt ausgezeichnet sind. Da nicht nur die Wanderformen von allerhand anderen parasitischen Protozoen, welche im Jugendzustand eine geeignete Entwicklungsstätte aufzusuchen haben, sondern auch zahlreiche andere unter ähnlichen Verhältnissen lebende Organismen einen solchen Formtypus besitzen, so ist es fraglich, ob wir ihn nicht meist als biologische Konvergenz ansehen müssen; das müßte uns verhindern, vom Besitze dieser Form allein auf Verwandtschaft der betreffenden Arten zu schließen.

Die Wanderstadien von Zell- und Gewebeparasiten sind nicht selten durch Bohrerform des Körpers und Spitzen zum Eindringen besonders geeignet (vgl. z. B. Fig. 303 A).

Der Reichtum an Nahrung, welcher den Parasiten zur Verfügung steht, führt, wie wir sahen, oft zum Verzicht auf die Bewegungsfähigkeit. Auch dann kann noch eine erhöhte Ausnützung der Lebensverhältnisse dadurch gegeben werden, daß eine Vergrößerung der aufsaugenden Oberfläche eintritt. So erinnern uns darmbewohnende Gregarinen durch ihre langgestreckte Körperform an Bandwürmer (vgl. Fig. 306).

Die reichliche Nahrung äußert, wie ohne weiteres verständlich, ihren Einfluß vor allem bei der Vermehrung der parasitischen Protozoen: zunächst darin, daß entweder sehr zahlreiche Teilungen rasch aufeinander folgen (z. B. Trypanosomen, Malariaparasiten usw.), oder darin, daß die Individuen ein bedeutendes Wachstum zurücklegen, ehe sie mit einem Male in eine große Anzahl von Sprößlingen zerfallen. Die letztere

Fig. 306 A und B. Taeniocystis mira Léger, eine langgestreckte, metamer gegliederte Gregarine. A junges Stadium. B fast erwachsenes Stadium. *Ep* Epimerit. *Pm* Protomerit. *N* Kern (Nach Léger.)

Möglichkeit wird z. B. bei den Gregarinen verwirklicht, bei denen manche Arten eine Länge von 1 bis mehreren Millimetern erreichen (Porospora gigantea, Taeniocystis).

So erreichen denn auch die parasitischen Protozoen jenen Grad von Fruchtbarkeit, welcher eine notwendige Voraussetzung ist, wenn eine Tierart, trotz der relativ geringen Aussichten bei der Neuinfektion,

sich als Parasit erhalten soll. Außer der Massenproduktion von Nachkommen bedarf aber ein Parasit noch besonderer Einrichtungen, um bei Lebzeiten seines Wirts oder nach dessen Tod seine Art auf andere Wirtsindividuen übertragen und damit erhalten zu können.

Bei Darmparasiten und anderen Formen, welche Organe bewohnen, die frei nach außen münden, genügt vielfach der bei den Protozoen so weit verbreitete Vorgang der Encystierung (s. unten), welcher den Tieren ermöglicht, in der Luft oder im Wasser (also in Medien, welche den freien Zuständen der Entoparasiten verderblich sind) zu verweilen, bis sie mit der Nahrung gelegentlich von einem neuen Wirtsindividuum aufgenommen werden. Das ist z. B. bei Darmamöben und Darmflagellaten die häufigste Verbreitungs- und Infektionsweise.

Aehnlich werden die zur Neuinfektion bestimmten Individuen vieler Sporozoen, mit einer festen Hülle umschlossen, ins Freie entleert. Doch besteht gegenüber den gewöhnlichen Cystenbildungen der Unterschied, daß mit der Bildung der Dauerstadien ein Vermehrungsvorgang verbunden ist.

Der gewöhnlichen im Wirt vor sich gehenden Vermehrung — der multiplikativen Vermehrung — steht die propagative Vermehrung gegenüber.

Die Cysten oder die Sporen können selbst wieder eine ganze Reihe von Anpassungen aufweisen: sie können Vorrichtungen zum Festhalten, zum Schweben, präformierte Oeffnungen etc. besitzen; alles Dinge, welche dazu beitragen, die Erhaltung und Ausbreitung der Arten zu sichern (vgl. unten S. 346).

Bei den meisten Formen ist auch dafür gesorgt, daß sie ins Freie gelangen können, ohne daß ihr Wirt zugrunde geht. Meist stehen Lebensvorgänge der parasitischen Protozoen in sehr engen Beziehungen zu den Lebensverhältnissen ihres Wirts, so daß sie auf feine Schwankungen seines Gesamtzustandes reagieren und mit seinem plötzlichen Tod zugrunde gehen, wenn nicht Zeit genug übrig war, um durch Bildung von Sporen oder Cysten Dauerzustände zu schaffen. Diese letzteren geraten oft erst nach dem Zerfall der Leiche ihres Wirts ins Freie und damit in den Kreislauf ihrer Entwicklung. Viele Sporen und Cysten können lange Zeit unentwickelt liegen, ehe sie wieder in einen Wirt gelangen, während andere schon in kürzester Frist austrocknen und zugrunde gehen. Viele können erst durch den Darm von anderen Tieren unbehelligt hindurchwandern, ehe sie in den richtigen Wirt kommen, um sich dort zu entwickeln. Nur die spezifischen Darmsäfte ihres Wirts sind geeignet, die Cyste oder Spore aufzuweichen oder ihren Deckel zu öffnen.

Die Parasiten, welche die in sich geschlossenen Organe des Kreislaufs höherer Tiere bewohnen, können aber nicht ohne Vermittlung durch einen dritten Organismus eine neue Infektion verursachen. Sie sind auf Wirtswechsel angewiesen, indem eine besondere Tierform als Ueberträger tätig ist. Dabei kann dieser Ueberträger ein passives Transportmittel des Parasiten darstellen. Häufig sehen wir aber besondere Stadien des letzteren an den Ueberträger angepaßt. So ist bei manchen parasitischen Protozoen der Wirtswechsel mit dem Generationswechsel vereinigt. Aehnlich wie bei parasitischen Metazoen verteilen sich die Stadien des Zeugungskreises solcher Formen auf zwei Wirte, von denen man denjenigen, in welchem die geschlechtlichen Vorgänge am Parasiten sich abspielen, als den eigentlichen

Wirt, den Beherberger der agamen Stadien als den Zwischenwirt bezeichnet.

So werden die Malariaparasiten des Menschen und der Vögel durch blutsaugende Mücken aus den Gattungen Anopheles und Culex übertragen. Da nun die Geschlechtsreife, Befruchtung und metagame Vermehrung in den Insekten erfolgt, so bezeichnet man konsequenterweise den Menschen als den Zwischenwirt des Malariaparasiten.

Ein sehr lehrreiches Beispiel für die Verkettung eines Parasiten mit zwei Wirten sind die Aggregata-Arten unter den Schizogregarinen, deren agame Generationen in Krabben (detritus- und aasfressenden Tieren) vorkommen, während die geschlechtlichen Formen in Cephalopoden (also den Raubtieren, welche den Zwischenwirt fressen) gefunden werden. Die Krabben infizieren sich, indem sie die Sporen mit dem Kot oder mit Leichenteilen der Tintenfische aufnehmen. Hier haben wir also eine ganz entsprechende Kombination des Wirtswechsels mit dem Generationswechsel, wie etwa bei Bandwürmern vom Typus von Taenia echinococcus oder T. coenurus.

An jeden der beiden Wirte, an seine Organisation und Lebensweise, sind solche Parasiten in allen ihren Stadien aufs innigste angepaßt. Nur durch das Zusammenwirken der Biologie der drei so verketteten Tierformen wird es dem Parasiten möglich, sich am Leben zu erhalten und fortzupflanzen. Ursprünglich ist diese Verkettung wohl sicherlich eine weniger enge gewesen, da die Blutparasiten mit Wirtswechsel von Parasiten der Blutsauger abgeleitet werden müssen, welche aus diesen in die Blutbahn des Zwischenwirts gerieten; dessen Blut bot ihnen wie eine künstliche Kulturflüssigkeit die Möglichkeit zu sehr bedeutender Vermehrung (multiplikativer Fortpflanzung), nicht aber die biologischen Vorbedingungen zur Befruchtung. Letztere finden sie auch jetzt noch in ihrem eigentlichen Wirt, in welchem allein die propagative Fortpflanzung stattfindet. Die Uebertragung auf neue Wirte ist bei solchen Parasiten von blutsaugenden Tieren sehr erschwert, da sie normalerweise nicht viel Nahrung aufnehmen, in welche Cysten oder Sporen geraten könnten; die große Verbreitung der Blutparasiten ist nur durch die ungeheure Vermehrung im Zwischenwirt gesichert. Aber es gibt bei ihnen noch eine zweite Uebertragungsform, welche es ihnen vermutlich ermöglicht hat, sich in den blutsaugenden Tieren als Parasiten zu erhalten, auch solange noch keine Vermehrung im Zwischenwirt stattfand. Bei einigen genauer untersuchten Formen finden wir Uebertragung durch direkte Vererbung, richtiger Keimesinfektion. Bei Spirochäten (z. B. Duttoni), bei Herpetomonas muscae domesticae, bei Babesien, Plasmodien, Hämogregarinen, bei Haemoproteus, Leucocytozoon etc. wird Vererbung durch Einwanderung von Stadien des Parasiten in das Ovarialei des Wirts (Ueberträgers) angegeben. Wenn auch viele dieser Angaben unsicher begründet, einige sogar wahrscheinlich falsch sind, so gibt es doch einige Fälle, in denen Vererbung durch Infektion der Eizelle ganz sicher bewiesen ist. Gesichert ist die erbliche Uebertragung bei den Babesien (vgl. die Angaben im Speziellen Teil dieses Buches). Seit längerer Zeit ist ferner Entwicklungsfähig-keit infizierter Eier schon bekannt, so bei den Seidenspinnern (Bombyx mori), deren Eier sich zu lebensfähigen, wenn auch kranken Raupen entwickeln, auch wenn sie durch den Erreger der Pébrinekrankheit,

durch Nosema bombycis, infiziert sind. Ein Analogon hierzu bildet die Zellinfektion durch symbiotische Algen, welche ja in keiner Weise die normalen Entwicklungsvorgänge stört.

So wird in Insekten, Zecken u. a. Wirten auch ohne Uebertragung auf den Zwischenwirt der Parasit eventuell generationenlang lebend erhalten. Es kann also der Fall eintreten, daß nicht diejenige Schnake, welche sich beim Menschen mit Plasmodien infiziert hatte, von neuem Menschen infiziert, sondern es kann auch vorkommen, daß dies erst durch ihre Nachkommen geschieht. Regelmäßig ist dies der Fall bei der Uebertragung der Babesien durch Zecken; die Babesien der Rinder werden stets erst durch die jungen Töchter derjenigen Zecke (Rhipicephalus annulatus), welche sich infiziert hat, übertragen. Dies ist ein sehr bedeutungsvoller Umstand, denn alte Zecken gehen nie von einem Wirt zum anderen; wenn sie von einem Rind, an welchem sie saugten, abfallen, so sterben sie nach kurzer Zeit. Einzelheiten über diese sehr wichtigen Beziehungen der Parasiten und Wirte folgen im Speziellen Teil.

Während die zahlreichen Anpassungen, welche wir bisher bei den parasitischen Protozoen kennen lernten, für jeden Fall spezifisch sind, müssen wir jetzt eine Gruppe physiologischer Anpassungen betrachten, welche eine weiter greifende Bedeutung haben. Alle Darmbewohner, alle Blutparasiten und sicherlich auch alle Zell- und Gewebeparasiten müssen in irgendeiner Weise gegen die chemischen Schutzmittel gefeit sein, welche den von ihnen bewohnten Teilen ihrer Wirte zur Verfügung stehen.

Eine schwer zu beantwortende und in den feineren Zusammenhängen noch ungelöste Frage ist es, wie der Entoparasitismus überhaupt möglich ist, da doch sonst lebende Tiere im Innern, besonders im Darm, von anderen Tieren absterben und verdaut werden. Wie Frenzel schon hervorgehoben hat, berührt sich diese Frage innig mit der Frage, warum denn die lebenden Gewebe des Magens und des Darms selbst nicht verdaut werden.

Neuere Untersuchungen machen die Annahme sehr wahrscheinlich, nach welcher die Ursache zu diesem merkwürdigen Verhalten der Parasiten in ihrer Fähigkeit zur Produktion von Antifermenten liegt. Unter einem Antiferment versteht man ein von dem Parasiten erzeugtes Ferment, welches z. B. bei Darmparasiten die Fähigkeit hat, die Verdauungsfermente des Wirts unschädlich zu machen. Es würde sich dabei jeweils um ein bestimmtes Antiferment handeln, welches die Anpassung einer Parasitenspecies an ihren Wirt vermittelte.

Diese Antifermente sind für die parasitischen Protozoen noch durchweg hypothetisch, dagegen sind sie für Metazoen in hohem Grade wahrscheinlich gemacht. Für Ascariden ist durch Weinland in der Tat nachgewiesen worden, daß durch ihre Körperextrakte die Verdauungsfermente ihrer Wirte unwirksam gemacht werden können.

Aehnliches wie für die Darmparasiten wird wohl auch für andere Organparasiten gelten.

Es verdient hervorgehoben zu werden, daß nach Prowazek parasitische Darmprotozoen (Flagellaten des Eidechsendarms) nicht individuell an die Verhältnisse im Darm des von ihnen bewohnten Wirtsindividuums angepaßt sind, sondern ohne Schaden den Darmsäften eines anderen Individuums der gleichen Art ausgesetzt werden können.

Wie dagegen andere Versuche verschiedener Forscher zeigen, werden Parasiten im Darm fremder Wirtsarten zerstört; wenn sie in Cysten oder Sporen eingeschlossen sind, schlüpfen sie in der ungeeigneten Umgebung gar nicht aus.

Solche Wirte, welche durch fremde Parasiten nicht infiziert werden können, besitzen eine natürliche Resistenz gegen sie. So können Ratten nicht mit den Amöben der menschlichen Dysenterie infiziert werden. Menschen sind unempfänglich für Trypanosoma Brucei; Trypanosoma Lewisi ist dauernd nur im Blut der Rattenarten existenzfähig und nicht auf andere Wirbeltiere übertragbar. Malaria kann nicht auf Laboratoriumstiere übertragen werden. Die natürliche Resistenz ist nicht stets sämtlichen Individuen der betreffenden Wirtsart gemeinsam.

Entsprechende Verhältnisse, wie wir sie oben bei den Darmparasiten erwähnten, finden wir bei Gewebe-, Zell- und Blutparasiten. Wie im Darm nicht angepaßte Parasiten, wenn sie nicht in unverdauliche Hüllen eingeschlossen sind, verdaut werden, so werden in vielen Geweben des Tierkörpers durch die Gewebezellen, hier und im Blut durch die Phagocyten, Parasiten abgetötet, zerstückelt, aufgenommen und intracellulär verdaut. Gegen diese Form der natürlichen Resistenz der Gewebe sind wahrscheinlich viele Gewebe- und Zellparasiten angepaßt durch die Fähigkeit, ähnliche Antifermente auszuscheiden, wie wir sie oben für die Darmparasiten anführten.

Solche Parasiten, welche gerade die natürliche Resistenz ihres Wirts auszugleichen vermögen, bilden die Masse der zahlreichen relativ harmlosen Parasiten, welche chronischen Parasitismus verursachen, ohne ihren Wirt erheblich zu schädigen. Wenn sie in geringer Zahl vorhanden sind, so haben sie nur einen wenig bemerkbaren Einfluß; sind sie in größerer Menge eingedrungen oder hat eine erhebliche Vermehrung im Wirt stattgefunden, so können sie durch mechanische Wirkung, durch Gewebezerstörung und durch Materialentziehung ihren Wirt immerhin stark schädigen.

Die Krankheitserreger jedoch vermögen außer durch diese auch noch durch besondere Eigenschaften auf ihren Wirt, und zwar auf dessen Gesamtorganismus, einzuwirken. Wir sahen oben im Kapitel über die Verdauungsphysiologie der Protozoen, daß auch bei freilebenden Protozoen Giftausscheidung, welche zur Lähmung des Opfers, und Fermentausscheidung, welche zur Verdauung von dessen Leibessubstanzen führt, typische Vorkommnisse sind.

Nach meiner Ansicht müssen wir auch bei parasitischen Formen die entsprechenden Vorgänge voraussetzen. So kann denn die Schädigung des Wirts aus verschiedenen Vorgängen resultieren. In der Regel werden folgende in Betracht kommen:

1) Mechanische Schädigung,
2) Entziehung von Körpersubstanzen (Nährstoffe, Reservesubstanzen etc.),
3) Auflösung resp. Verdauung der in der Umgebung des Parasiten vorhandenen Gewebsbestandteile, chemische Veränderung von Gewebssäften etc.,
4) Giftwirkung auf die nähere Umgebung des Parasiten und eventuell auf ausgebreitete Gebiete des gesamten Wirtsorganismus oder bestimmte Zentren desselben.

1) Die mechanische Schädigung ist leicht nachweisbar bei Hautparasiten, wie Ichthyophthirius, welcher direkt die Epithelzellen zerstört und ihre Substanz frißt. Auch für Entamoeba dysenteriae wird angegeben, daß sie nicht nur direkt Teile des Gewebes aufnimmt, sondern auch bei ihren Bewegungen Zellen zur Seite drängt und so Schädigungen verursacht. Bei solchen Wanderungen durchbrechen derartige Parasiten unter Umständen den Schutzwall der Oberflächengewebe und ermöglichen dadurch anderen Parasiten, vor allem Bakterien, das Eindringen. Ferner gehören hierher die Verstopfungen von feineren Blutgefäßen oder sonstigen Saftkanälen des Körpers (vgl. die Gehirnembolien bei Malaria).

2) Alle Gewebe- und Zellparasiten entziehen ihrer Umgebung die natürlicherweise zuströmenden Nährsäfte. Darauf ist es wohl zurückzuführen, daß bei Infektion durch Coccidien die Zellen substanzärmer werden; schließlich degenerieren sie gänzlich und zerfallen. Bei Muskelinfektionen, z. B. durch Myxobolus Pfeifferi, atrophieren die infizierten Muskelbündel und oft auch ihre Umgebung. Bei Blutparasiten, z. B. Trypanosomen, ist oft die Menge der im Blut sich entwickelnden Individuen so groß, daß man die Entziehung von Nährstoffen für schwere Störungen im Befinden des Wirts verantwortlich machen möchte. Es scheint aber in keinem Fall die Wirkung von Blutparasiten wesentlich auf der Entziehung von Nährstoffen zu beruhen.

3) Die Auflösung der in der Nähe des Parasiten vorhandenen Gewebsbestandteile ist in manchen Fällen sehr deutlich. So z. B. bei der Infektion der Forellen durch die Lentospora der Drehkrankheit, bei welcher eine Auflösung und Zerstörung von Knochen und Knorpel stattfindet. In vielen anderen Fällen hat man den Eindruck, als fände eine Auflösung der umgebenden Gewebezellen durch den Parasiten statt, z. B. bei Entamoeba dysenteriae; aber es sind keine genaueren Untersuchungen darüber gemacht worden, und es ist bisher meist sehr schwer zu entscheiden, ob nicht Bakterien oder Körpersäfte des Wirts an der Auflösung schuld sind. Sicher auf die Einwirkung der Protozoen sind die Zerstörungen durch Zellparasiten zurückzuführen. Die Degeneration der Epithelzellen bei Coccidieninfektion, der roten Blutkörperchen bei Malaria und ähnlichen Erkrankungen beruhen nachgewiesenermaßen zum großen Teil auf der Ernährung der Parasiten, deren Wachstum der Zerstörung der Wirtszellen parallel verläuft, und welche vielfach Derivate von Körpersubstanzen der letzteren in ihrem Leib ablagern, wie z. B. die Malariaparasiten ihr aus dem Hämoglobin der Wirtszellen stammendes Pigment.

Manche blutparasitischen Protozoen haben eine zerstörende Wirkung speziell auf die roten Blutzellen, wie wir sie auch bei einigen vielzelligen Parasiten, z. B. bei Würmern kennen. So gehen ja bei Malaria, den Babesiosen und manchen Trypanosomosen Erythrocyten massenhaft zugrunde. Wie das im Einzelnen bewirkt wird, wissen wir noch nicht. Es haben allerdings Landsteiner und Raubitschek angegeben, daß bei Trypanosomen eine hämolytische Substanz vorkomme. Glaesner hat neuerdings nachgewiesen, daß im Körper von Balantidium coli ein Hämolysin erzeugt wird.

4) Eine Giftwirkung auf den Wirt findet in vielen Fällen unzweifelhaft statt, so bei Trypanosomen, Plasmodien, Babesien; die

von ihnen erregten Krankheiten zeigen Symptome, welche mit Sicherheit auf eine Giftausscheidung schließen lassen. Auch sprechen die Abwehrvorgänge im Körper des Wirts dafür. Allerdings so intensiv wirkende Gifte wie bei den Bakterien kennen wir bisher bei Protozoen noch nicht. Der Krankheitsverlauf bei Protozoeninfektionen ist meist ein relativ langsamer. Es ist bisher erst in einem Fall gelungen, ein Protozoentoxin darzustellen. Ein solches typisches Gift haben Pfeiffer und Kasparek aus den Sarcosporidien gewonnen; dieses „Sarcocystin" haben Laveran und Mesnil genauer untersucht und gefunden, daß es Kaninchen in kurzer Zeit tötet, wenn man es ihnen in Glyzerinlösung ins Blut injiziert. Im Körper des Wirts zerplatzende Sarcosporidiencysten haben übrigens auch einen entzündungserregenden, schädigenden Einfluß auf die umgebenden Muskeln, während unbeschädigte Cysten keine auffällige Reaktion des Wirtsorganismus auslösen.

Dagegen gelang es den letztgenannten Autoren ebensowenig wie früher Kanthak, Durham und Blanford, aus Trypanosoma Brucei ein spezifisches Gift darzustellen. Weder durch Gefrierenlassen, noch durch Austrocknen, noch durch Digerieren bei 42° C etc. konnten sie einen Impfstoff erhalten, der eine deutliche Giftwirkung ausübte. Novy und Mac Neal haben allerdings durch abgetötete Kulturen von Tr. Brucei, welche sie Meerschweinchen injizierten, Fieber, Gewichtsabnahme, lokale Ulzerationen herbeigeführt, was aber nicht ausschließlich Toxinwirkung zu sein braucht. Nach Leber verursachen Trypanosomenextrakte beim Kaninchen eine parenchymatöse Entzündung der Cornea, was er auf das Vorhandensein eines Toxins zurückführt. Rosenau und seine Mitarbeiter geben an, daß filtriertes Blut von Malariakranken — aber nur dann, wenn es während der Höhe des Fieberanfalles entnommen würde — einen typischen Paroxysmus auslöst, obwohl derjenige, welchem es injiziert wird, parasitenfrei bleibt. Das deutet zwar auf das Vorhandensein eines durch die Zerstörung der parasitenhaltigen Blutkörperchen frei werdenden Toxins hin, aber es ist noch nicht sicher, ob dieser Giftstoff allein von dem Parasiten herrührt. Neuerdings mehren sich jedoch die Versuche, welche zeigen, daß speziell bei den Trypanosomen Endotoxine vorkommen. Nach Mac Neal, Martin, Plimmer, Leber u. a. ist die Temperatursteigerung und andere Symptome (z. B. Keratitis) nach erfolgreicher Medikamentbehandlung einer Trypanosomiasis dadurch zu erklären, daß aus den aufgelösten Trypanosomen Endotoxine ins Blut übertreten. Uhlenhuth, Hübener und Woithe geben an, daß Blut, welches Trypanosoma equiperdum enthält, wenn es bei 37° oder bei sehr großer Kälte getrocknet und dann wieder gelöst und injiziert wird, Ratten tötet; sie schreiben dies Endotoxinen zu. Beck erhielt toxische Wirkung durch Berkefeldfiltrate einer Aufschwemmung von Blut mit Trypanosoma gambiense in Kochsalzlösung. Ebenfalls ziemlich klare Beweise für das Vorkommen von Endotoxinen bei Tr. Evansi und Brucei erhielten Laveran und Pettit. Sie nahmen an, daß das Endotoxin nicht sehr giftig ist, daß es vom Körper meist sehr rasch ausgeschieden wird, daß es aber bei dauernder Einwirkung tiefgreifende Schädigungen verursacht.

Mit aller Sicherheit sind aber bisher bei Protozoen (mit der Ausnahme des Sarkocystins) weder Ektotoxine (d. h. im Wasser lös-

liche, durch die Körperwand des Parasiten diffundierende Toxine) noch Endotoxine (d. h. an die Körpersubstanz gebundene, erst nach Zerstörung der Körperwand ins Freie geratende Gifte) nachgewiesen und durch chemische oder biologische Methoden dargestellt worden. Alle Versuche und Erfahrungen führen aber zu dem Ergebnis, daß die parasitischen Protozoen, speziell die Blutparasiten, jedenfalls Toxine hervorbringen. Diese sind für manche der wichtigen Krankheitserscheinungen, vor allem die Fieberanfälle bei Malaria und Trypanosomosen verantwortlich zu machen. Sie werden daher auch als die „paroxysmalen Toxine" bezeichnet.

Die oben erwähnten Erfahrungen und die Beobachtung der Krankheitsbilder zeigen, daß diese Toxine bei den Malariaparasiten ziemlich intensive Wirkung haben, während sie bei den Trypanosomen keine akuten Wirkungen auf den Wirt äußern. Letzteres geht auch aus den Experimenten hervor, welche Schilling mit durch Brechweinstein abgetöteten, Braun und Teichmann mit getrockneten pathogenen Trypanosomen ausführten. Solche abgetöteten Trypanosomen, Versuchstieren intraperitoneal oder subkutan in beträchtlichen Mengen injiziert, hatten bei ihnen keine bemerkbaren Reaktionen zur Folge.

Auch freilebende Protozoen erzeugen in Kulturen wasserlösliche Stoffe, welche ihnen selbst und anderen Organismen schädlich sind. Es ist eine sehr auffallende Erscheinung, daß in sehr individuenreichen Protozoenkulturen bei längerer Kultivierung ein allgemeines Absterben eintritt, trotz genügender Sauerstoff- und Nahrungszufuhr, wenn man nicht häufig einen Teil der Kulturflüssigkeit wegnimmt und durch frische ersetzt. Nach dem Absterben der Kultur gelingt es auch nicht, in dem gleichen Wasser mit neuen Individuen eine gut gedeihende Zucht anzusetzen. Es ist also zu vermuten, daß in der Kulturflüssigkeit außer Kohlensäure und Exkretstoffen sich direkt schädigende Bestandteile anhäufen. — Daß Toxine von den parasitischen Protozoen ausgehen und auf die Wirte einwirken müssen, das beweisen uns aber außer den Krankheitserscheinungen auch die Immunitätsreaktionen.

Wie der Parasit sich gegen die Verdauungsfermente des Wirts durch die Ausscheidung von Antifermenten verteidigt, so bildet der Wirt gegen die von den Parasiten herrührenden schädlichen Stoffe als Abwehrreaktion „Antikörper" verschiedener Art.

Daß solche Antikörper auftreten, ist sicher; wir erschließen ihr Vorhandensein schon aus dem Verlauf der Protozoenblutkrankheiten. Meist treten bei diesen die Krankheitssymptome ganz plötzlich in einem „Anfall" auf, in welchem sich das Blut schon ganz von Protozoen überschwemmt erweist. Im ersten Anfall kann das infizierte Individuum zugrunde gehen, wie das z. B. beim Küstenfieber, überhaupt bei den Babesiosen und bei manchen experimentellen Trypanosomeninfektionen vorkommt.

Meist ist aber bei Trypanosomeninfektionen, bei Babesiosen und vor allem bei Malaria und den ähnlichen Tierkrankheiten, welche durch Protozoen erregt werden, der erste Anfall nicht tödlich. In seltenen Fällen kann nach dem ersten Anfall die Krankheit vollkommen überwunden sein; es sind dann im Wirtskörper alle Parasiten getötet worden. Meist bleiben aber eine Anzahl von ihnen am Leben, durch deren Vermehrung nach einem bestimmten Intervall ein zweiter

Anfall und in gleicher Weise in der Folge weitere Anfälle ausgelöst werden.

Auch in solchen Fällen läßt sich nach dem Anfall jedesmal eine erhebliche Abnahme der Parasiten nachweisen. Was führt nun diese Vernichtung zahlreicher oder aller Parasiten herbei?

Es sind sicher Antikörper, welche diese Wirkung veranlassen und zwar müssen diese Antikörper sich gegen alle jene Einwirkungen richten, welche vom Parasiten auf den Wirtsorganismus ausgeübt werden und in ihm die Krankheitserscheinungen auslösen. Es kann sich dabei um Reaktionen gegen die den Körper der Protozoen aufbauenden Eiweißsubstanzen, gegen Verdauungsfermente und gegen Gifte, welche von den Parasiten erzeugt werden, handeln. Wahrscheinlich gibt es Antikörper gegen diese drei Gruppen von Wirkungen, wie das ja auch bei den Bakterien der Fall ist. Nur in wenigen Fällen sind solche Substanzen aber mit Sicherheit und mit voller Erkenntnis ihrer Natur und Spezifizität nachgewiesen worden.

Die Beobachtungen überzeugen uns ohne weiteres, daß im Gewebssaft und vor allem im Blut der Wirtstiere Schutzstoffe oder, genauer ausgedrückt, parasitentötende und parasitenlähmende Substanzen vorhanden sein oder entstehen können. Auf solchen Schutzstoffen beruht die oben besprochene natürliche Widerstandskraft mancher Organismen gegen bestimmte Parasiten. In manchen Fällen konnte man direkt nachweisen, daß die Abwehrsubstanzen im Blutserum enthalten sind. So hat z. B. gewöhnliches, unbehandeltes menschliches Serum eine abtötende Wirkung auf eine Anzahl von Trypanosomenarten. Laveran und Mesnil haben gezeigt, daß Menschenserum (0,5 ccm) einer schwach mit Trypanosoma Brucei infizierten Maus ins Blut injiziert, die Trypanosomen alsbald dort zum Verschwinden bringt. Sie werden unbeweglich gemacht und aufgelöst. Die gleiche Wirkung übt Menschenserum auf Trypanosoma equinum, dimorphon und Evansi aus, während es gegenüber dem Schlafkrankheitstrypanosoma (Trypanosoma gambiense) unwirksam ist. Es müssen in ihm also natürliche Schutzstoffe vorhanden sein, welche fremde Parasiten an der Ansiedelung im Menschen verhindern, welche aber dem spezifischen Menschenparasiten gegenüber versagen. Sind solche natürliche Schutzstoffe (Alexine) nicht vorhanden, so können sie sich unter dem Einfluß des Parasiten im infizierten Körper bilden.

In den Wirtsorganismen entstehen durch die Wirkung der parasitischen Protozoen und die Reaktion des Wirts selber spezifische Antikörper, welche auf die betreffende Parasitenart eine schädigende Wirkung ausüben. Diese Antikörper lassen sich im Blutserum des Wirts nachweisen. Sie entstehen nicht nur bei Einwirkung von Parasiten oder Krankheitserregern auf den Wirt, sondern auch unter dem Einfluß von Protozoen, welche normalerweise nicht als Parasiten vorkommen. So hat Roessle nachgewiesen, daß nach subkutaner Injektion von Kulturen von Paramaecium caudatum und von Glaucoma scintillans bei Kaninchen ein spezifisches Serum gewonnen werden kann, welches je die betreffende Ciliatenart in charakteristischer Weise lähmt. Die Tiere verlieren die Bewegungsfähigkeit der Cilien, sinken in der Kulturflüssigkeit zu Boden und kleben an letzterem fest, ohne aber untereinander zu verkleben. Bei fortgesetzter Einwirkung wird auch die zur Einstrudelung der Nahrung dienende undulierende Membran gelähmt, die kontraktilen Vakuolen

hören auf zu pulsieren, und die Tiere gehen allmählich zugrunde. Das spezifische Serum wirkt noch in 400-facher Verdünnung.

Dem gleichen Autor gelang es auch, durch intraperitoneale Injektion von vorher getrockneten und im Trockenschrank erhitzten Kulturen ein Serum von ähnlichen physiologischen Wirkungen zu erzielen. Während aber das erstere nach $^1/_2$-stündiger Erwärmung auf 53° und darauf folgender Erhitzung auf 55—56° seine spezifischen Eigenschaften verliert, büßte das letztere merkwürdigerweise selbst bei Erhitzung auf 70° seine lähmende Wirkung nicht ein.

Bei den parasitischen Formen müssen ähnliche Beziehungen zwischen ihnen und dem Wirt sich einstellen. Nach Untersuchungen von Glaessner läßt sich durch Injektion von Balantidium coli ein ganz ähnlich wirkendes Serum wie das soeben beschriebene erzielen. Von Trypanosomen wissen wir, daß diejenigen Formen, welche nur leichte oder doch überwindbare Erkrankungen hervorrufen, bei den geheilten Tieren aktive Immunität hinterlassen. So sind weiße und bunte Ratten, welche sich von einer Infektion mit Trypanosoma Lewisi aus der grauen Ratte erholt haben, immun gegen weitere Infektionen. Die Erkrankungen durch die eigentlichen pathogenen Trypanosomen (Tr. Brucei, Evansi, equiperdum etc.) verlaufen stets tödlich bei den hauptsächlich empfänglichen Tierarten; die etwas weniger empfänglichen Arten können sich (meist nach einer relativ leichten Erkrankung) erholen und erwerben dadurch ebenfalls aktive Immunität. Schon Rabinowitsch und Kempner konnten zeigen, daß die Antikörperbildung bei der mit Trypanosoma Lewisi künstlich infizierten weißen Ratte im Verlauf der Krankheit im Blutserum stattfindet. Sind nach dem Anfall die Trypanosomen aus dem Blut verschwunden, so geht bei dem genesenen Tier eine neue Infektion nicht mehr an, d. h. also die injizierten Trypanosomen werden im Blut des Tieres abgetötet. Aehnlich wiesen Nocard und Theiler im Blut an Babesiose erkrankter Hunde die Entstehung kräftig wirkender Antikörper nach.

Das Blut von derart natürlich immun gewordenen Tieren vermag bei gesunden Tieren Immunität herbeizuführen, so daß sie einer Infektion widerstehen (sog. passive Immunität). Auch können durch solches Immunserum bereits erkrankte Tiere geheilt werden. Gleichzeitige Injektion von Rattentrypanosomen und einer Dosis von gegen sie gewonnenem spezifischen Immunserum verhindert die Infektion, welche sonst prompt eingetreten wäre. Kleine und Möllers konnten mit Serum eines mit Trypanosoma Brucei vorbehandelten Tiers, wenn es gleichzeitig mit virulenten Naganaparasiten injiziert wurde, die Infektion verhindern, bei nachträglicher Injektion deutliche Heilwirkung erzielen. — Aus den Erfahrungen der verschiedenen Forscher geht hervor, daß, wie bei Bakterienkrankheiten, natürliche Immunität nicht immer eine schwere typische Erkrankung zur Voraussetzung hat, sondern daß vielfach zu ihrer Erzielung das Ueberstehen einer leichten Erkrankung genügt.

Es lag daher nahe, nach Analogie der Erfahrungen mit Bakterien zu versuchen, solche leichten Erkrankungen künstlich herbeizuführen, um dadurch künstliche Immunität zu erzielen. Eine solche leichte Erkrankung kann bedingt sein durch natürliche Verteidigungsmittel des infizierten Organismus und durch die geringe Virulenz der die Krankheit verursachenden Parasitenart.

Wie schon erwähnt, führt die natürliche Resistenz mancher Arten nach leichter Infektion zur Immunität. Auch die einzelnen Individuen einer Art sind für Protozoeninfektionen verschieden stark empfänglich. Doch lassen sich diese Tatsachen, wie wir gleich unten sehen werden, nur in indirekter Weise praktisch ausnützen.

Dagegen hat man die Tatsache, daß der jugendliche Organismus gegen die Protozoeninfektionen eine erhöhte Widerstandsfähigkeit besitzt, schon zur Erzielung von Immunität verwendet. Man hatte schon lange beobachtet, daß bei Infektionen mit Babesia, besonders der B. bigemina des Texasfiebers, die Kälber viel weniger schwer erkranken als die alten Tiere. Durch die leichte Jugendkrankheit erhalten die Rinder Immunität; allerdings sind in ihrem Blut dauernd spärliche Parasiten nachweisbar. Aber es kommt auch bei wiederholten Neuinfektionen nicht zu einem schweren Ausbruch der Krankheit. Aehnliches liegt bei dem afrikanischen Küstenfieber der Rinder vor, welches durch Theileria parva hervorgerufen wird.

Robert Koch hat in Neu-Guinea die wichtige Entdeckung gemacht, daß in Gegenden, in welchen Malaria das ganze Jahr hindurch herrscht, und in denen sie nicht mit Chinin behandelt wird, in ähnlicher Weise Immunität der Erwachsenen entsteht. Schon längst hatte man beobachtet, daß in solchen Gegenden von Fremden aller Rassen Malaria zu jeder Jahreszeit erworben wird, während die Eingeborenen alle scheinbar malariafrei sind. Das gilt aber nur für die erwachsenen Eingeborenen; Koch hat gezeigt, daß in solchen Gegenden (es ist seither für Afrika und andere Ländergebiete bestätigt worden) ein sehr hoher Prozentsatz der Kinder an Malaria erkrankt ist. Es resultiert eine hohe Sterblichkeit der Kinder an Malaria. Diejenigen Kinder, welche genesen, erlangen eine temporäre Immunität, welche zu einer dauernden wird, wenn sie in Gegenden bleibend wohnen, in denen sie immer wieder Neuinfektionen ausgesetzt sind. Es scheint auch, daß bei ihnen allmählich die Parasiten vollkommen aus dem Organismus verschwinden.

Auch sonst sprechen die Erfahrungen bei parasitischen Protozoen dafür, daß bei chronischem Verlauf der Erkrankung eine gewisse Immunität eintreten kann. Wie wir oben (S. 335) sahen, gehen nach Ueberstehung einer akuten Infektion nicht alle Parasiten im Wirt zugrunde, sondern ein Teil bleibt am Leben und kann sich nach einiger Zeit wieder vermehren. Das Tier wird zum „Parasitenträger“; ohne selbst mehr schwer krank zu sein, kann es jederzeit die Infektionsquelle für andere werden. Eine solche „Immunitas non sterilisans“ ist die Regel beim Trypanosoma Lewisi der Ratte, beim Froschtrypanosoma und den Trypanosomen des afrikanischen Wildes. Manche Autoren sind sogar zu der Ansicht gelangt, daß bei Protozoenkrankheiten Immunität nur vorkommt, wenn Parasiten dauernd im Organismus des Wirtes sich erhalten. Das Tier wird dann immun, hat ständig wirksame Antikörpper in seinem Blut; deren Neubildung muß aber stets durch die vorhandenen Parasiten neu angeregt werden. Worauf es beruht, daß einzelne der Parasiten trotz der Antikörper am Leben bleiben, ist unten S. 342 erörtert. In der medizinischen Wissenschaft bezeichnet man die beschriebene Art der Infektion dieser Parasitenträger als „labile Infektion“ oder man spricht von der Toleranz der Wirte für den betreffenden Parasiten.

Man hat nun begonnen, diese Kenntnisse zur Erzielung von künstlicher Immunität zu verwenden. So hat man z. B. Rindern Blut von Tieren injiziert, welche einen Anfall von Texasfieber überstanden haben; und zwar eignen sich dazu besonders Kälber, denen man einige Wochen nach einem Anfall Blut entnimmt, in welchem sich dann nur ganz spärliche Parasiten nachweisen lassen. Von den in dieser Weise künstlich infizierten Tieren sterben weit weniger Exemplare als bei natürlicher Infektion; man nimmt an, daß die einverleibten Entwicklungsstadien der Babesien eine relativ geringe Virulenz besitzen. Beim Küstenfieber verfährt man ebenso; die genesenen Tiere erweisen sich als immun und behalten ihre Immunität, solange sie in den verseuchten Gegenden bleiben, also solange sie immerfort neuen Infektionen ausgesetzt sind.

Beim Texasfieber und Küstenfieber beherbergen die immunisierten („gesalzenen") Tiere die Babesien dauernd in ihrem Blut. Sie stellen also eine stetige Infektionsquelle dar. Infolgedessen sind diese Immunisierungsverfahren, wenn auch lokal sehr nützlich, doch in ihrer Anwendung nicht unbedenklich. Nach Kleine und Möllers ist es aber möglich, bei solchen Tieren eine erbliche Immunität zu erzielen. Meines Wissens hat man bei Malaria noch keine Immunisierungsversuche mit Kindermalaria gemacht, welche auch großen technischen und ethischen Schwierigkeiten begegnen dürften.

Diese Immunisierungsverfahren beruhen also auf Schwankungen in der Virulenz der Parasiten. Als „Virulenz" bezeichnen wir den Grad der schädlichen Wirkung eines Parasiten, seines krankheitserregenden Einflusses bzw. seiner Giftigkeit. Schwankungen der Virulenz kommen nicht nur im Verlauf der Erkrankung eines Individuums vor, sondern es hat sich gezeigt, daß bei Babesien und Trypanosomen „Stämme" von verschiedener Virulenz „natürlich", d. h. bei nicht experimentell erzeugten Erkrankungen, vorkommen. Das gleiche gilt sicherlich auch für die Malariaplasmodien, deren Arten in manchen Fällen relativ leichte Erkrankungen verursachen.

Für Trypanosomen hat zuerst Koch bei Trypanosoma Brucei das Vorkommen verschieden virulenter Stämme hervorgehoben, was dann von Schilling, Martini u. a. bestätigt wurde. Schwach virulente Stämme kommen nicht nur natürlich vor, sondern lassen sich auch künstlich erzielen. Und zwar hat sie Koch z. B. dadurch gezüchtet, daß er Trypanosoma Brucei von Rindern auf Ratte, dann auf Hund und dann wieder auf gesunde Rinder impfte. Durch solche Passagen erzielte er eine Abschwächung der Virulenz, welche zu einer schwachen Erkrankung und im Gefolge zur Immunisierung führt. Die Trypanosomeninfektion bleibt allerdings chronisch, noch nach Jahren lassen sich, ähnlich wie bei der Immunität nach Jugendbabesiosis, im Blut so behandelter Rinder Parasiten nachweisen.

Schilling hat die mir durchaus berechtigt erscheinende Vermutung geäußert, „daß auch die natürlich vorkommenden Virulenzunterschiede bei Trypanosomen durch zufällige durch die Stiche der Tsetsefliege verursachte, abschwächende Passagen erfolgen könnten".

Vielleicht sind nicht nur Virulenzunterschiede bei Plasmodien, Babesien und Trypanosomen, sondern auch viele der scheinbaren Speciesunterschiede durch den Einfluß von Passagen durch verschiedene Wirte und Zwischenwirte bedingt.

Außer der Passage durch minder empfängliche Tiere hat man auch andere Methoden zur Abschwächung der Virulenz pathogener Protozoen versucht. Einige Erfolge hat Novy bei Trypanosoma Brucei erzielt, indem er Kulturen vor der Injektion ca. 2 Tage bei 34° C züchtete. Doch wurde nur eine Verlängerung des Lebens der Versuchstiere, keine in Heilung übergehende Krankheit und keine Immunität erreicht.

---

Angesichts der kurzen Zeit, in welcher solche Forschungen betrieben werden, und der Schwierigkeiten, welche gerade die pathogenen Protozoen darbieten, ist es nicht erstaunlich, daß über die Natur der auftretenden Antikörper wenig Positives bekannt ist. Wir nehmen wohl mit Recht an, daß Antitoxine unter ihnen vorkommen, wie die oben gemachten Angaben zeigen. Speziell gegen das Sarcosporidientoxin wird ein Antitoxin gebildet, wie aus den Untersuchungen von Rievel und Behrens und vor allem von Teichmann und Braun hervorgeht.

Es ist auch sehr wahrscheinlich, daß sowohl bei Malaria als auch Trypanosomosen Antitoxine gebildet werden. Allerdings scheinen sie nicht als Antikörper gegen die „paroxysmalen Toxine“ aufzutreten. Wohl haben aber Teichmann und Braun sowie Schilling durch Injektion von abgetöteten Trypanosomen ein Immunserum von relativ hoher Wirkung erzielt. Es war aber nicht artspezifisch; mit T. Brucei erzielt, immunisierte es gegen T. equinum und equiperdum, aber nicht gegen T. gambiense und congolense.

Ueber das Vorkommen von Agglutininen können wir uns noch keine ganz klaren Vorstellungen machen.

Roessle hat bei seinen Versuchen mit Paramaecium und Glaucoma eine lähmende und die Tiere an der Oberfläche klebrig machende Wirkung des spezifischen Serums beobachtet, welche er mit der Agglutination in Parallele zu stellen geneigt ist. Bei Trypanosomen erfolgt nach Laveran und Mesnil (und später anderen Forschern) eine eigentümliche Verklebung der Individuen zu oft großen Rosetten unter dem Einfluß der Immunsera. Die Vereinigung erfolgt mit dem Hinterende in der Region des Blepharoplasts (Fig. 307). Die gleiche Erscheinung wird auch unter dem Einfluß anderer Schädigungen beobachtet, und da die so vereinigten Tiere nicht immobilisiert, nicht abgetötet und nicht abgeschwächt werden, so unterscheidet man die Reaktion von der Agglutination und bezeichnet sie als „Agglomeration“. Agglomeration mit dem Vorderende hat bei anderen Arten („Stadien von Haemoproteus“) Schaudinn beschrieben; auch da tritt sie unter dem Einfluß verschiedener Schädigungen auf. Die Agglomeration erfolgt sowohl im Blut des lebenden Tiers als auch in vitro. In letzterem Falle konnte man beobachten, daß die agglomerierten Tiere sich später ohne bemerkenswerte Schädigung wieder voneinander lösen. Die Ursache, aus welcher die Verklebung der Trypanosomen mit dem Hinterende stattfindet, liegt nach Prowazek in der Rolle, welche der Blepharoplast bei diesem Phänomen spielt. Es verquillt dabei scheinbar die Pellicula der betroffenen Tiere zum Teil, und vor allem in der Region des Blepharoplasts tritt eine Art von Schleim auf, welcher zwischen den Tieren durch Färbung deutlich nachweisbar ist und sie miteinander vereinigt.

Nach Léger und Ringenbach lassen sich im Antitrypanosomenserum lytische Substanzen nachweisen, welche aber nicht artspezifisch sind. Mendelejeff-Goldberg beobachtete Auflösung von Kulturformen des Froschtrypanosoms (Trypanosoma rotatorium) im Blut erwachsener, immuner Frösche, während sie im Blut der noch nicht immunisierten Kaulquappen am Leben blieben.

Viele Autoren stimmen in der Hervorhebung der wichtigen Rolle, welche die Phagocyten bei der Bekämpfung der Protozoenkrankheiten spielen, überein. Bei Trypanosomen wird zum Teil vorausgehende Lähmung durch die Wirkung der Antikörper angegeben (von anderer Seite bestritten), worauf Umfließung durch den Phagocyten und Verdauung in dessen Innern erfolge. Jedenfalls tritt durch hochwertige

Fig. 307. Agglomeration bei Trypanosoma Lewisi Kent. (Nach Laveran und Mesnil aus Doflein und Prowazek.)

Immunsera nach den Versuchen von Laveran und Mesnil Immobilisierung der Trypanosomen ein. Auch bei Malaria nimmt man Absterben von Parasiten infolge des Vorhandenseins von Antikörpern an; aber es ist nachgewiesen, daß nicht nur tote Parasiten, sondern auch lebende Individuen von Leukocyten aufgenommen werden (vgl. z. B. Ruge), was ich auch selbst oft beobachten konnte. Es scheint mir aus der Gesamtheit der Beobachtungen hervorzugehen, daß auch hier wie bei den Bakterien die im Blut vorhandenen Antikörper die Protozoen durch eine gewisse, oft nicht wahrnehmbare Schädigung zur Aufnahme in die Phagocyten vorbereiten (Opsoninwirkung), worauf den letzteren die eigentliche Vernichtung zufällt. In einigen Fällen ist der erste Teil des Vorgangs ausgeprägter, in anderen schwächer. Das Vorkommen echter Opsonine wird allerdings von den meisten Untersuchern bestritten.

Wenn ein Protozoon in einen anderen Organismus gerät, so beginnt alsbald ein Kampf zwischen beiden, welcher mit dem leichten Sieg des größeren, vielzelligen Tiers endet, wenn das Protozoon kein Parasit ist und wenn das vielzellige Tier über seine normale natürliche Resistenz verfügt. Ebenso unterliegen in vielen Fällen Parasiten, wenn sie nicht in den richtigen Wirt gelangt sind. Wir haben ja oben (S. 325) gesehen, daß manche Parasiten auf eine einzige Wirtsart spezialisiert sind, während andere eine größere Anzahl von Arten natürlicherweise befallen oder doch künstlich auf sie übertragbar sind. Ist das Protozoon aber an den Parasitismus in dem betreffenden Wirtstier angepaßt, so wird der Kampf ernsthaft. Und in diesem Kampfe siegt derjenige Organismus, welcher mit seinen Kampfmitteln den anderen zu überbieten vermag. Wir haben gesehen, daß jeweils der eine Organismus den Angriffswaffen des anderen neue Verteidigungsmittel entgegenzustellen vermag. Und so kann schließlich der Parasit gegen die Schutzstoffe des Wirts selbst wiederum Immunität erwerben.

Das ist nicht eine auf Parasiten beschränkte Eigenschaft, sondern, wie Roessle bei seinen Paramäcien und Glaucomen gezeigt hat, gelingt es meist einem Teil der mit dem spezifischen Serum behandelten Infusorien, sich gegen dessen Wirkung zu „immunisieren". Individuen, welche sich von den Schädigungen durch das Immunserum erholt haben, werden auch durch stärkere Lösungen desselben nicht mehr geschädigt.

Ehrlich hat bei Trypanosomen gezeigt, daß sie sich mit der Zeit gegen die vom Wirt gegen sie aufgebotenen chemischen Verteidigungsmittel immunisieren (vgl. hierzu die früheren Darlegungen S. 291); und das gilt nicht nur für die gewöhnlichen Antikörper, für „Antitrypanosomenserum", es bilden sich auch „Stämme" von Trypanosomen, welche fest sind gegen die schädigenden Wirkungen des Atoxyls, sowie der als Heilmittel angewandten Benzidinfarbstoffe und anderer chemischer Substanzen; solche „Stämme" bleiben auch nach Einführung in einen neuen Wirtsorganismus oder nach Kultivierung unter normalen Verhältnissen in dieser Weise „giftfest" resp. „serumfest" (vgl. S. 292). Bei dieser Gelegenheit sei auch erwähnt, daß Davenport und Neal Stentor 2 Tage lang in einer 0,00005 Proz. Sublimat enthaltenden Nährlösung gezüchtet haben, worauf die Tiere eine gewisse Giftfestigkeit erlangten, indem sie einer 0,001-proz. Sublimatlösung viermal so lange widerstanden als gewöhnliche in Wasser gezüchtete Stentoren. Woodruff gelang die Gewöhnung an nicht unbeträchtliche Alkoholdosen, und Jollos züchtete, wie wir oben erörterten (S. 293), Rassen von Paramaecium, welche gegen Dosen von 0,5-proz. arseniger Säure giftfest waren.

Die Rezidive bei Babesiosis und Malaria müssen wohl auf ähnliche Ursachen zurückgeführt werden. Die Individuen, welche das Ausgangsmaterial für das Rezidiv bilden, müssen den Immunisierungsvorgängen getrotzt und für sich und ihre Nachkommenschaft eine Gegenimmunität erreicht haben.

Solche Vorgänge sind ja bei pathogenen Spirochäten und Bakterien in vielen Fällen bekannt geworden.

Ueber die Art und Weise, auf welche bei Protozoen eine solche Gegenimmunität zustande kommt, habe ich versucht auf Grund von Untersuchungen, die in meinem Institut ausgeführt wurden, mir

eine Vorstellung zu bilden. Trypanosoma rotatorium, das Froschtrypanosoma, findet sich im erwachsenen Frosch stets nur in relativ geringer Individuenzahl. Erwachsene Frösche sind gegen Neuinfektion immun, die in ihnen lebenden Trypanosomen sind aber auch gegen die Schutzstoffe der Frösche immun. Hier liegt also ein Fall „labiler Infektion“ (s. oben S. 338) vor. Die natürliche Infektion erfolgt nur im Kaulquappenstadium; die in den Ueberträgern (blutsaugenden Egeln) vorkommenden Stadien des Trypanosoma sind klein und haben eine zarte Oberfläche; sie entsprechen den in künstlichen Kulturen aus den großen Froschtrypanosomen gezüchteten Formen (vgl. hierzu die Figuren im Speziellen Teil unter Trypanosoma rotatorium). Die infizierten Kaulquappen zeigen eine intensive Ueberschwemmung des Bluts mit den kleinen Trypanosomen. Während nun allmählich die Immunität erreicht wird, werden in ihrem Blut die Trypanosomen spärlicher, zu gleicher Zeit größer und erwerben eine dicke, derbe Oberflächenschicht. Letztere behindert die Teilungsfähigkeit, stellt aber nach meiner Meinung eines der Schutzmittel gegen die Schutzkräfte des infizierten Organismus dar. Zum mindesten ist ihre Bildung eine Begleiterscheinung der Erwerbung der „Gegenimmunität“.

Es ist einleuchtend, daß pathogene Protozoen, welche durch rasche Vermehrung und starke Toxinbildung zu sehr akuten Erkrankungen Anlaß geben, mehr Aussichten zur Bildung kräftiger Antikörper und damit — wenn der Wirt überhaupt die Infektion übersteht — zum rezidivlosen Abschluß der Krankheit bieten. Dagegen müssen Formen mit relativ langsamer Vermehrung und geringer Toxinbildung chronische Erkrankungen bewirken; die geringe Erzeugung von Antikörpern wird eine große Begünstigung für die immerwährende Anpassung der Parasiten und damit zum chronischen, eventuell rezidivreichen Verlauf der Krankheit darstellen. (Vgl. als steigende Reihe beim Menschen: Febris recurrens, Malaria, Trypanosomiasis, Syphilis.) Aehnliches wird wohl auch für die Bakterienerkrankungen gelten.

### d) Die Parasiten der Protozoen.

Auch die Protozoen selbst sind vielfach Opfer von Parasiten, welche Bakterien, Pilze oder Protozoen sein können.

Wir finden da Formen, welche wir als Zellparasiten bezeichnen müssen, und Kernparasiten.

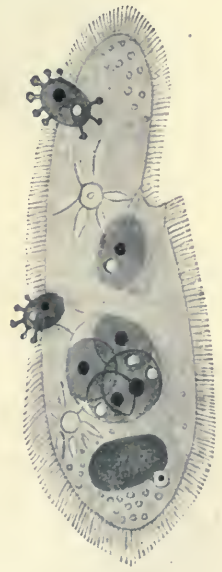



Fig. 308. Paramaecium caudatum, befallen von Sphaerophrya pusilla. Infektion an zwei Stellen. Eine Bruthöhle enthält 4 Tiere, die andere ein Thier. Aus der Geburtsöffnung tritt ein Schwärmer aus (*a*). Am Vorderende des Rückens sucht sich ein Schwärmer einzubohren (*b*). (Nach Bütschli.)

Es ist bei diesen Protozoenparasiten oft ganz besonders schwer, einen Unterschied zwischen räuberischen Formen und echten Parasiten zu machen. Manche Parasiten dringen von außen direkt in das Innere von Protozoen ein (vgl. Fig. 308) und erinnern dadurch sehr an räuberische Formen, andere Arten werden mit der Nahrung aufgenommen.

Alle diese Protozoenparasiten sind noch sehr wenig studiert worden. Ihnen allen gemeinsam ist, daß, obwohl sie im Plasma ihres Wirtes liegen, obwohl oft Vakuolen um sie herum entstehen, sie dennoch den Wirkungen der Gifte und Verdauungssäfte widerstehen.

Die Zell- und Zellkernparasiten der Protozoen haben schon vielfach zu Verwechslungen mit Fortpflanzungsstadien ihrer Wirte geführt. Sie seien daher in Kürze hier in der Reihenfolge ihrer Wirte besprochen.

Bei Amöben sind wiederholt von Dangeard, Penard, Doflein, Chatton und Brodsky u. a. eigenartige Zellkernparasiten beschrieben worden, welche zu Riesenkernbildung Veranlassung geben. Es sind wohl Chytridiaceen, um welche es sich da handelt (vgl. Fig. 309). Sie kommen auch im Protoplasma bei verschiedenen Rhizopodenformen vor (Gattung: Sphaerita).

Bei Thekamöben und Foraminiferen sind Bakterien, Chytridiaceen, Saprolegniaceen beobachtet worden. Bei Heliozoen

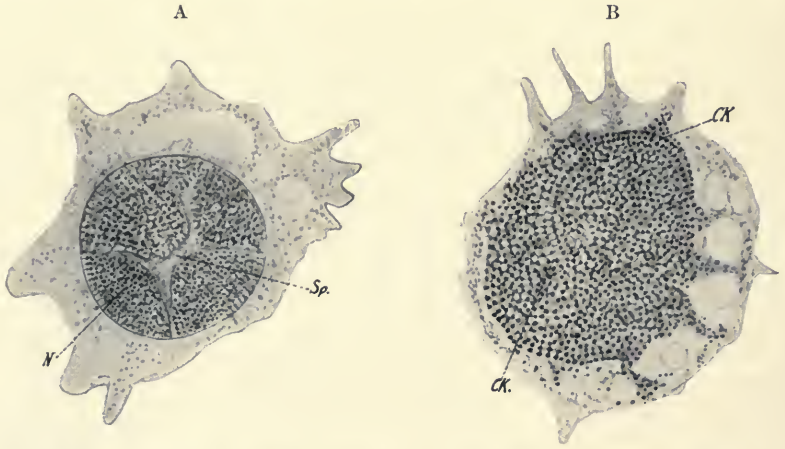



Fig. 309 A und B. Amoeba vespertilio. Parasitäre Riesenkernbildung. A Der Kern *N* erfüllt von der parasitischen Chytridiacee (?) Nucleophaga amoebaea. *Sp* eigenartiger Spalt. B Auflösung des Kerns durch die Parasiten *CK*. (Nach Doflein.)

hat schon Brandt eigenartige Parasiten, welche zweigeißelige Schwärmer bilden, festgestellt; er hält sie für Saprolegniaceen. Auch bei Radiolarien sind Zellparasiten gefunden worden, ich erwähne nur die eigenartige Amoebophrya.

Bei Flagellaten (auch bei Dinoflagellaten) sind sehr häufig Parasiten beobachtet worden. Ento- und ektoparasitische Chytridiaceen sind vielfach bei Eugleniden und bei Chlamydomonadinen beschrieben worden, bei denen sie ähnlich schmarotzen, wie bei Algen. Sie kommen aber auch in Plasma und Kern der Flagellaten in Formen vor, welche sehr an die oben erwähnten Parasiten der Amöben (Fig. 309 A und B) erinnern.

Solche Irrtümer sind in früherer Zeit auch vielfach bei der Untersuchung der Fortpflanzung der Ciliophoren vorgekommen, indem parasitische Suctorien (vgl. Fig. 308) und Flagellaten für „Embryonen“

der Ciliaten gehalten wurden. Nicht selten findet man Stentor coeruleus ganz von kleinen Mastigamöben erfüllt; die Infusorien sind dann verfärbt, etwas kontrahiert, immerhin lebhaft beweglich. Bei starker Infektion (vgl. Fig. 310) platzen sie nach einiger Zeit, worauf die Parasiten frei im Wasser umherschwärmen. Ebenso sind Chytridiaceen vielfach beobachtet worden. Vor allem wichtig sind aber die Bakterieninfektionen der Ciliaten, welche bei manchen Arten, z. B. Paramaecium, Stentor, Stylonychia, ziemlich häufig vorkommen. Die Bakterien treten in Form zerstreuter Stäbchen und Fäden im Plasma auf, auch in kompakten Klumpen; nicht selten ist starke Infektion und Zerstörung des Mikro- und Makronucleus.

Ein eigenartiger Parasit im Kern und Plasma von Paramaecium ist neuerdings von Petschenko unter dem Namen Drepanospira Mülleri beschrieben worden. Es handelt sich um einen bak-

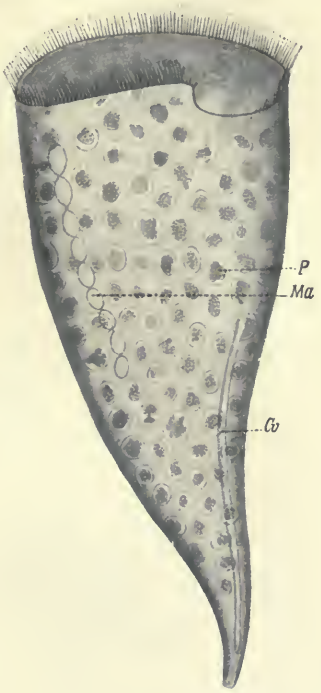



Fig. 310. Stentor coeruleus, vollkommen von kleinen parasitischen Mastigamöben erfüllt. *Cv* kontraktile Vakuole. *Ma* Hauptkern. *P* Parasit. (Orig. nach dem lebenden Objekt.)

Fig. 311 a, b und c. Paramaecium caudatum, von dem Bakterium Drepanospira Mülleri infiziert. In Fig. c ist der Makro- und Mikronucleus vollkommen zerstört. (Nach Petschenko.)

terienähnlichen Organismus, welcher schon von vielen Forschern früher beobachtet und zum Teil richtig gedeutet worden war. Vielfach hat er aber auch zu Irrtümern Anlaß gegeben, vor allem zu der Zeit, als man noch Hoden und Spermatozoen im Körper der Infusorien suchte (Fig. 311).

Bei allen diesen Infektionen können Protozoen oft ziemlich lange leben, manchmal selbst nach weitgehender Zerstörung des Kerns. Schließlich gehen sie aber zugrunde, wenn es ihnen nicht gelingt, die Parasiten abzutöten, mit einer Nahrungsvakuole zu umgeben und dann zu verdauen.

Es gibt sogar eine Angabe über das Vorkommen von vielzelligen Parasiten in Protozoen; in dem im Darm von Hyrax capensis lebenden großen Ciliaten Pycnothrix monocystoides wurden Nematoden gefunden.

## D. Anpassungen der Fortpflanzungsvorgänge und Verbreitungsmittel der Protozoen.

Wie die Parasiten, deren Fortpflanzungserscheinungen wir oben schon im Zusammenhang mit ihren übrigen Anpassungen besprachen, so sind auch Protozoen unter den verschiedensten biologischen Verhältnissen durch mancherlei Einrichtungen befähigt, die ihrer Fortpflanzung entgegenstehenden Hindernisse zu überwinden. So ist die Encystierung bei Protozoen, welche leicht austrocknende Süßwassertümpel bewohnen, vielfach mit Fortpflanzungsvorgängen verknüpft. Oft endet eine Periode häufiger Teilungen nach vorhergegangener Befruchtung mit der Bildung einer encystierten Zygote, welche erst, nachdem sie eine Austrocknung überstanden hat, bei Wasserzufluß keimt und eine neue Periode von Teilungen eröffnet. Die große Anzahl der so ge-

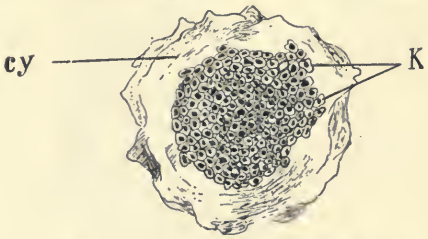



Fig. 312. Amoeba proteus. Multiple Vermehrung innerhalb einer Cyste. *cy* Cystenhülle. *k* die jungen Amöben. (Nach Scheel.)

Fig. 313. Spore von Ceratomyxa linospora. (Nach Doflein.)

gebildeten und geschützten Zygoten führt zu einer ausgiebigen Vermehrung und Verbreitung der betreffenden Arten. Andere Formen vollziehen ihre gewöhnlichen Teilungen innerhalb einer schützenden Cyste, so manche Ciliaten, Flagellaten etc.; die Teilungsprodukte können die Cyste entweder sofort verlassen oder bei eintretender Austrocknung innerhalb derselben (meist noch von Sekundärcysten umhüllt) verweilen.

Alle diese besonderen Anpassungserscheinungen fehlen den spezifischen Bewohnern großer Seeen und des Meeres. Marine Foraminiferen und Radiolarien bilden niemals solche schützende Hüllen um ihre Fortpflanzungskörper.

Besondere Anpassungen, welche die Verbreitung der jungen Tiere sichern, sind bei marinen Protozoen nicht beschrieben worden, obwohl solche jedenfalls vorkommen.

Bei Parasiten sind außer dem Wirtswechsel und der Ausbildung von Wanderformen bei Jugendzuständen später seßhafter Schmarotzer (vgl. S. 328, 329) einige besondere Anpassungen der Sporen von Sporozoen zu erwähnen, welche die Verbreitung befördern können. So kommen bei Sporen von Coccidien Fortsätze und Strukturen vor, welche das Festhaften an Fremdkörpern befördern müssen. Das gleiche gilt von den Sporen der Myxosporidien mit ihren Fortsätzen und den Polkapseln, deren ausgeschleuderter Faden die Sporen anheftet. Auch habe ich die Ansicht ausgesprochen, daß die Fortsätze von Myxosporidienformen, wie sie Fig. 313 bei Ceratomyxa linospora zeigt, das Schweben im Wasser erleichtern und dadurch die Verbreitung der Arten befördern.

Bei denjenigen Protozoen, welche die Luft zur Verbreitung benützen, können besondere Methoden in Betracht kommen; die leichten

Fig. 314 A—C. Trichia varia. A Mehrere geschlossene und ein geöffnetes Sporangium. Vergr. 6. B Capillitiumfaser. C Sporen. B und C Vergr. 240. (Nach Strasburger.)

und mit rauher Oberfläche versehenen Sporen der Myxomyceten werden durch besondere Vorrichtungen aus dem Sporangium ausgeschleudert;

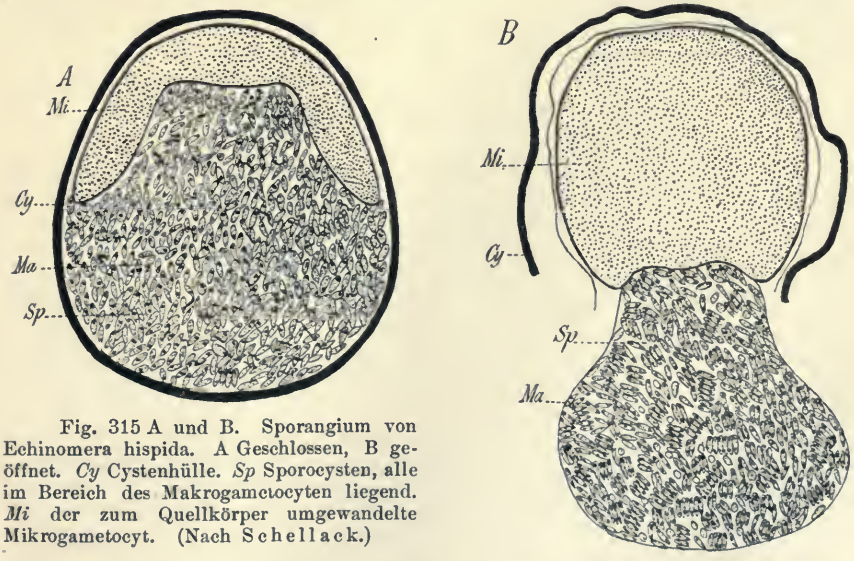



Fig. 315 A und B. Sporangium von Echinomera hispida. A Geschlossen, B geöffnet. *Cy* Cystenhülle. *Sp* Sporocysten, alle im Bereich des Makrogametocyten liegend. *Mi* der zum Quellkörper umgewandelte Mikrogametocyt. (Nach Schellack.)

die sogenannten Capillitien (Fig. 314), dehnbare Fäden, zersprengen die Hülle des Sporangiums und schleudern die Sporen in die Umgebung.

Aehnliche Verhältnisse kommen bei den Gregarinencysten in Betracht, deren Körper vielfach nicht vollkommen in die Bildung von Gameten und daraus resultierenden Zygoten aufgeht. Vielmehr wird aus Teilen desselben ein kompliziertes Sporangium aufgebaut, welches z. B. bei Echinomera hispida einen quellbaren Teil enthält, der die Sporenmasse ausschleudert (Fig. 315 A und B). Bei Arten der Gattung Gregarina, z. B. Gregarina cuneata, bei Clepsi-

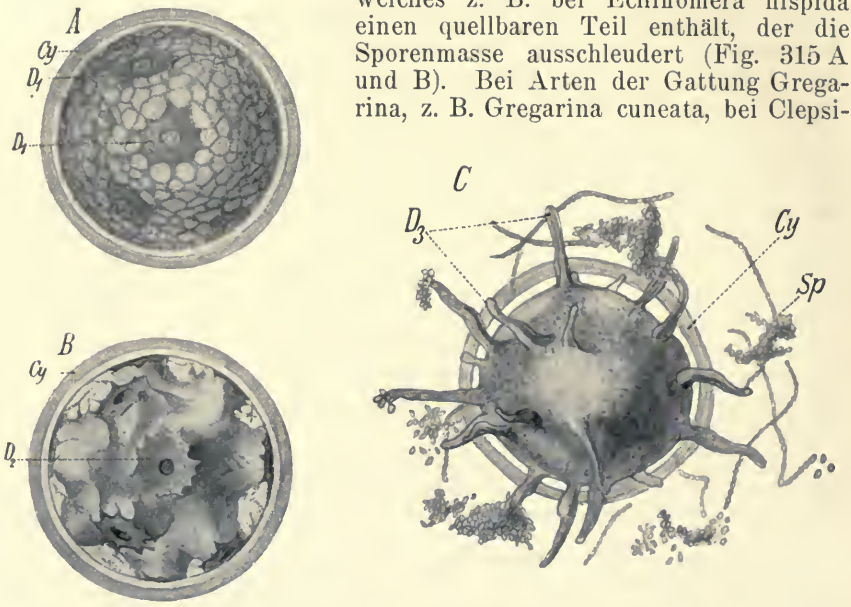



Fig. 316 A—C. Sporangienbildung bei Gregarina cuneata. Entwicklung der Sporoducte ($D_1$—$D_3$). *Cy* Cystenhülle. *Sp* entleerte Sporenmassen. (Nach Kuschakewitsch.)

drina etc. entwickeln sich im Sporangium eigenartige ausstülpbare Schläuche (Sporoducte), durch welche ebenfalls die Sporen ins Freie befördert werden (Fig. 316 A—C).

## E. Einfluß des Mediums.

Das Süßwasser und das Meerwasser, in welchem freie Protozoen leben, sowie die Körpersäfte, welche Parasiten beherbergen, enthalten einen gewissen Prozentsatz gelöster Salze, an welchen ihre Bewohner angepaßt sind. Nicht nur als Nährstoffe sind die vorhandenen Salze wichtig, sondern auch dadurch, daß sie eine bestimmte osmotische Wechselwirkung zwischen dem Organismus und seiner Umgebung hervorrufen. Und so sehen wir, daß die meisten Protozoen gegen plötzliche Schwankungen des osmotischen Drucks sehr empfindlich sind, wie wir schon wiederholt zu erwähnen Gelegenheit hatten (S. 109 und S. 129).

Nackte Protozoen sind natürlich viel empfindlicher als solche mit festen Körperwandungen, und solche Individuen, welche in feste Cysten oder Sporen eingeschlossen sind, können sogar gegen osmotische Wirkungen sehr widerstandsfähig sein.

Destilliertes Wasser ist für alle Protozoen eine tödliche Flüssigkeit, wovon man sich jederzeit überzeugen kann (vgl. hierzu auch die Untersuchungen von Peters). Um so auffälliger ist es, daß in

manchen physiologischen Arbeiten Züchtbarkeit von Protozoen in destilliertem Wasser angegeben wird. Diese Angabe wird wohl darauf zurückzuführen sein, daß manche Protozoen mit sehr geringen Quantitäten von Salzen sich begnügen, welche ihnen zur Verfügung stehen werden, wenn eine größere Anzahl Individuen in der Flüssigkeit zugrunde gegangen sind; dann mögen die überlebenden Individuen sich erhalten und vermehren. Doch sind manche Protozoen sogar gegen den Wechsel verschieden zusammengesetzter Süßwässer empfindlich; so leiden Formen aus Moorwasser beim Uebersetzen in kalkreiches Brunnenwasser erheblich.

Im allgemeinen ist auch Meerwasser für die Süßwasserprotozoen bei plötzlichem Wechsel tödlich, ebenso Süßwasser für die Meerwasserbewohner. Jedoch lassen sich bei vorsichtiger, allmählicher Vermischung manche Süßwasserformen in Meerwasser überführen und umgekehrt. Actinophrys sol kommt im Süßwasser und im Meer vor und kann durch allmähliche Gewöhnung von dem einen in das andere übergeführt werden. Im Meerwasser ist das Plasma dichter, körnig und arm an Vakuolen, im Süßwasser schaumig und stark vakuolisiert. Ich habe wiederholt Colpoda cucullus durch allmähliche Mischung in fast reines Meerwasser übergeführt. Marg. Zülzer hat Amoeba verrucosa in Meerwasser versetzt und umgekehrt, wobei im Meerwasser das Plasma viel dickflüssiger war (vgl. dazu auch S. 109).

Auch die Anpassungsfähigkeit von Protozoen an künstliche Lösungen von verschiedenen Salzen und anderen Substanzen und an verschiedene Konzentrationen ist wiederholt untersucht worden; es hat sich herausgestellt, daß die Anpassungsfähigkeit freilebender Protozoen an langsam gesteigerte Differenzen des osmotischen Drucks eine recht beträchtliche ist. Versuche solcher Art sind angestellt worden von V. Czerny (an Amöben), Roser (an Polytoma), Massart (an Glaucoma, Vorticella etc.), Henneguy (an Fabrea), Balbiani (an Paramaecium) und Yasuda (an verschiedenen Flagellaten und Ciliaten). Besonders aus den Versuchen des letzteren geht hervor, daß die (freilebenden) Protozoen viel geringere Konzentrationen vertragen als z. B. Algen und Schimmelpilze. Während von Schimmelpilzen Aspergillus niger 53 Proz., Penicillium glaucum 55 Proz. Traubenzucker vertragen, ist das Maximum für Euglena viridis 11 Proz., für Chilomonas paramaecium 6 Proz. und für Paramaecium caudatum 5 Proz. Es ist wohl anzunehmen, daß parasitische Formen höhere Konzentrationen vertragen. Engelmann hat Seewasserprotisten durch allmähliche Steigerung an Lösungen von bis zu 10 Proz. Salzgehalt gewöhnt. Bemerkenswert ist, daß sich Protozoen auch an verschiedene sonst schädliche Stoffe gewöhnen lassen. So nach Davenport an Sublimat (vgl. S. 342), nach Woodruff und Daniel an Alkohol. Nach letzterem paßt sich Stentor coeruleus an Lösungen von Alkohol bis zu 1 Proz. an und gewinnt dabei an Widerstandsfähigkeit gegen sonst rascher tödliche Alkoholdosen. Dagegen verringert nach Woodruff Alkohol die Widerstandsfähigkeit der Infusorien gegen Gift (Kupfersulfat).

Im allgemeinen sind bei Steigerung der Konzentration Formveränderungen wohl zu konstatieren, doch scheinen diese nicht sehr weit zu gehen; sie sind auch nicht hinreichend genau untersucht. Nach Peters beeinflußt der Zusatz von Salzen je nach dem Grad der Konzentration die Teilungsgeschwindigkeit bei Stentor. Nach Wood-

ruff beschleunigt Kaliumphosphat ($K_2HPO_4$) die Teilungsrate bei Gastrostyla Steinii im Anfang der Kultur, verlangsamt sie jedoch in deren späterem Verlauf. Calkins und Lieb fanden, daß in Depression befindliche Kulturen von Paramaecium durch minimalen Alkoholzusatz (1 : 2500) zur normalen Teilungsfähigkeit stimuliert werden und am Leben bleiben. Woodruff bestätigt dies, findet aber, daß bei Paramaecium und Stylonychia die kleinen Alkoholdosen je nach dem Abschnitt des Lebenszyklus der Kultur, in dem sie zur Verwendung kommen, die Teilungsrate erhöhen oder vermindern. Die steigernde Wirkung flaut aber bald ab, und die Vermehrungsrate sinkt dann unter die Norm. Durch Verdopplung der Dosis kann der steigernde Effekt wieder hervorgebracht werden, aber auch ohne nachhaltig zu sein. Nach Nowikoff teilt sich Paramaecium in schwacher Lösung von Schilddrüsenextrakt in 24 Stunden statt 1mal 3mal. In Eiweißlösung wächst das Protozoon nur zu abnormer Größe heran ohne sich schneller zu teilen. Chinin setzt nach Sand und Prowazek bei Infusorien die Vermehrungsrate herab. Bei Verringerung der Salzkonzentration zeigen sich im Meerwasser charakteristische Folgen; so ist z. B. bekannt, daß im Brackwasser die Schalen von Foraminiferen dünn werden und fast nur aus organischer Substanz bestehen, so bei Miliolinen nach Brady rein „chitinös" werden.

Fig. 317. Cystenbildung bei Euglypha alveolata. a Ruhendes Tier von der Oberfläche. b Dasselbe im Durchschnitt mit dem Chromidium um den Kern und dem Reserveschüppchen der Schale. c Verschluß der Schale und Bildung der Außencyste. d Innencyste. (Orig. n. d. Natur.)

Schaudinn hat für Oxyrrhis marina, ein Flagellat mit deutlichem Binnenkörper im Kern, angegeben, daß bei Kultur in verdünntem Seewasser dieser Binnenkörper aus dem Kern austritt und bei der Teilung sich neben letzterem selbständig teilt (?).

Bei allen Formen ist natürlich zu beachten, daß Anpassung an verschiedenen osmotischen Druck nur durch sehr langsamen allmählichen Uebergang aus dem Aufenthaltsmedium in die Flüssigkeit von abweichender Konzentration erzielt werden kann. Praktisch findet das seinen Ausdruck darin, daß parasitische Protozoen aus dem Blut,

aus Darmflüssigkeit usw. in Wasser gebracht, rasch absterben. Ja sogar Formen, welche, wie Costia necatrix, auf der äußeren Haut von Fischen vorkommen, sind in der Weise an die Konzentration des Hautschleims angepaßt, daß sie, vom Wirtstier in das umgebende Wasser schwimmend, alsbald absterben.

Jedenfalls spielen auch beim Wirtswechsel der Parasiten die Konzentrationsänderungen im Medium eine wichtige biologische Rolle.

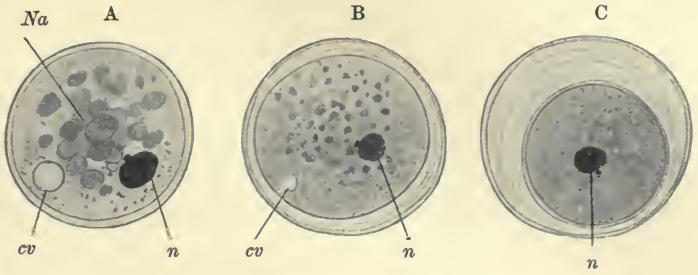



Fig. 318. Drei Stadien der Cystenbildung eines Ciliaten: Colpoda cucullus Stein. A Das Infusor hat sich abgerundet und scheidet die erste gallertige Hülle ab. B und C Allmähliche Ausscheidung der einzelnen Schichten und der letzten festen Hülle. *cv* kontraktile Vakuole. *n* Haupt- und Nebenkern. *Na* Nahrungspartikel.

Bei ihnen handelt es sich vielfach um nackte Formen, welche, ohne durch Hüllen geschützt zu sein, den schroffen Uebergang überstehen.

So ändern z. B. die aus dem Wirbeltierblut in den Insektenmagen gelangenden Hämosporidien, sofern sie geschlechtsreife Individuen sind, ihre Form, bereiten sich zur Befruchtung und vollziehen sie. Ungeschlechtliche Individuen dagegen gehen zugrunde und werden im Mückendarm verdaut.

Fig. 319.

Fig. 320.

Fig. 319. Cyste von Oicomonas termo (Ehrbg.). Vergr. ca. 1500. (Nach Martin.)
Fig. 320. Cyste von Euglena viridis (Ehrbg.) Vergr. (Nach Tschenjoff.)

Nun gaben schon Manson und dann Marshall an, daß ein Zusatz von destilliertem Wasser zum Blutpräparat die Reifung der Geschlechtsformen der Plasmodien begünstige, und daß dies durch osmotischen Ausgleich bedingt sei. Lühe ebenso wie Ross und Doflein teilen diese Ansicht; Lühe speziell hat vermutet, daß im Mückenmagen bei der Lösung des Hämoglobins Diffusionsströme entstehen und den Reiz bewirken, welcher zur Reifung führt. Nach den Versuchen von Ross, Claus u. a. scheinen tatsächlich sowohl schwache Erhöhungen als Erniedrigungen der Konzentration des Blutes

sehr wesentliche Faktoren beim Zustandekommen der Befruchtungserscheinungen der Plasmodien zu sein.

Die wichtigste Methode für die Protozoen, um den Schädigungen durch Konzentrationsänderung des Mediums zu entgehen, besteht in der Encystierung, welche bei freilebenden und parasitischen Formen weit verbreitet ist. Die Cystenbildung erfolgt bei den Protozoen in allen möglichen Situationen des Lebens, bei Teilung, Befruchtung etc., vor allem aber unter dem Einfluß drohender Schädigungen verschiedenster Art, wie Nahrungsmangel, Abkühlung, nahende Austrocknung. Da die Cyste vor allem Schutz gegen übermäßige Konzentration des Mediums und gegen Austrocknen gewährt, so sei gerade an dieser Stelle kurz der Vorgang der Cystenbildung geschildert.

Amöben und andere Rhizopoden, Flagellaten und Ciliaten pflegen vor der Cystenbildung ihren Weichkörper zu einer Kugel zusammenzuziehen. Doch kommen auch ovale und anders gestaltete Cysten vor

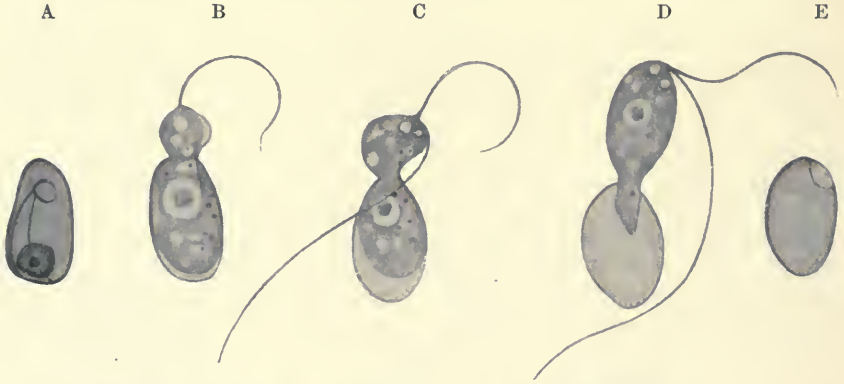



Fig. 321. A Cyste von Bodo edax Klebs in konserviertem Zustand. B—D Tier, die Cyste verlassend; 3 Stadien nach dem Leben. E Leere Cystenhülle nach dem Ausschlüpfen des Bodo. Vergr. ca. 1750. (Nach Kühn.)

(Fig. 319, 320 u. 321). Meist wird das Plasma von halbverdauten Nahrungsresten, Exkretkörnern etc. befreit. Durch lebhafte Tätigkeit der kontraktilen Vakuole wird das Plasma wasserärmer, auch die Kerne nehmen eine dichtere Struktur an, die meisten Strukturelemente des Körpers schwinden dann durch Verflüssigung, und unter beständiger Rotation wird die Cyste schichtenweise abgeschieden (Fig. 318). Durch starke Volumverminderung des Tiers können auch die einzelnen Schichten der Cyste beim Austrocknen sich weit voneinander trennen. So trennt sich oft eine Ektocyste von einer Entocyste, wie bei Colpoda und anderen Infusorien, Vampyrella, manchen Amöben usw. Protozoencysten können monatelang den Wirkungen der Austrocknung widerstehen. Wenn sie wieder in das geeignete flüssige Medium kommen, schlüpfen die Tiere wieder aus. Colpoda schlüpft noch aus, nachdem die Cysten 14—16 Monate trocken lagen, Gastrostyla nach 22 Monaten bis 2 Jahren (Maupas und Nussbaum). Neuerdings hat Noc festgestellt, daß feucht aufbewahrte Cysten von Vahlkampfia und anderen Amöben noch nach 6 Jahren ausschlüpften, trocken aufbewahrte Cysten von Oicomonas termo nach $5^1/_2$ Jahren. Dagegen

fand Nussbaum, daß 12 Jahre aufbewahrte Cysten von Gastrostyla zwar noch Protoplasma, Kern und Nebenkern enthielten, aber nicht mehr lebten und ausschlüpften.

Die Substanz der Cystenwand ist stets in der Hauptsache eine vom Protoplasma abgeschiedene organische Substanz; in manchen Fällen kann sie mit anorganischen Bestandteilen imprägniert oder sonstwie verstärkt sein. So sehen wir z. B. bei der Cystenbildung von Euglypha alveolata, daß die Kieselsäureschüppchen, welche sonst zur Schalenbildung dienen, bei dem Cystenbau Verwendung finden (Fig. 317). Bütschli wies nach, daß bei Euglena viridis die Cystenhülle aus einem Kohlehydrat besteht und stickstofffrei ist. Goodey konnte ähnliches für die Ekto- und Entocyste von Colpoda cucullus zeigen; er nennt die Substanz Cystose und hält sie für dem Glykogen, Paraglykogen und Paramylum nahestehend. Beim Ausschlüpfen aus der Cyste reißt die Ektocyste, wohl durch Quellung, während die Entocyste von innen her einem Verdauungsprozeß durch ein Ferment (Cystase) unterliegt, welches in mancher Beziehung an Diastase erinnert, und welches unter Umständen auch nach dem Absterben des Tiers noch wirkt.

## F. Licht und Strahlen anderer Art.

Die meisten chromophyllfreien Protozoen gedeihen im Dunkeln ebensogut wie im Licht. Ja, manche Arten gedeihen sogar bei Ausschluß des Lichtes besser.

Intensives Sonnenlicht tötet, ähnlich wie Bakterien, so auch manche Protozoen. Das gilt vor allem für parasitische und sapropelische Formen. Doch ist es nicht ganz sicher, ob es sich in solchen Fällen um reine Lichtwirkungen handelt. Nach den Untersuchungen von Tappeiner wirkt Licht auf Protozoen, denen es sonst unschädlich ist, z. B. auf Paramaecium caudatum, bei Anwesenheit gelöster fluoreszierender Farbstoffe in kurzer Zeit tödlich.

Die Untersuchungen über den Einfluß von Röntgenstrahlen und Radium auf Protozoen haben keine sehr klaren Ergebnisse gehabt. Schaudinn hat festgestellt, daß durch Röntgenstrahlen manche Protozoen ganz unbeeinflußt bleiben, während andere mehr oder weniger stark geschädigt werden; letzteres ist hauptsächlich bei Formen mit dünnflüssigem Plasma der Fall. Joseph und Prowazek konnten bei Paramaecium erhebliche Schädigungen durch Röntgenstrahlen zeigen, welche sie auf Beeinträchtigung oder Erschöpfung der Plasmafunktionen zurückführen, von denen die Tiere sich aber wieder erholen. Dagegen konnten Löwenthal und Rutkowski nachweisen, daß Trypanosoma Lewisi durch Röntgenstrahlen unter Bildung einer Vakuole vor dem Blepharoplasten gelähmt, in manchen Fällen sogar getötet wird.

Radium tötet nach Laveran und Mesnil Trypanosomen im Rattenblut, während nach Löwenthal und Rutkowski keine Schädigung sich erkennen läßt. Marg. Zülzer hat bei einer Anzahl Protozoenarten Schädigung zuerst der Kernsubstanzen, dann des Protoplasmas und schließlich Abtötung beobachtet. Sie und Willcock geben an, daß chlorophyllhaltige Protozoen gegen Radiumstrahlen weniger empfindlich seien als chlorophylllose. Die neueren Untersucher, so Zülzer und Hertel, nehmen an, daß die schädigende

Wirkung der verschiedenen dunkeln Strahlen auf ihrer reduzierenden Wirkung auf die Körpersubstanzen der Protozoen beruhe. Hertel hat schädigende Wirkungen ultravioletter Strahlen bestimmter Wellenlängen auf Paramäcien nachgewiesen.

## G. Temperatur und Klima.

Die verschiedenen Protozoen sind an verschiedene Durchschnittstemperaturen angepaßt. Im allgemeinen sterben Protozoen bei Erhöhung der Wassertemperatur auf 38—42° C. Sie ertragen Temperaturen unter 0°, wenn das Wasser flüssig bleibt; beim Einfrieren gehen sie zugrunde. Encystierte Protozoen vertragen das Einfrieren sehr gut. Euglena wird in freiem Zustand durch wiederholtes Einfrieren nicht geschädigt (Klebs). Auch Trypanosomen ertragen scheinbar unter Umständen Gefrieren und sehr tiefe Temperaturen (s. unten). Zahlreiche Beobachter haben im Winter unter dem Eise im Süßwasser (also wohl bei + 1—4° C) noch eine relativ artenreiche Protozoenfauna nachgewiesen, und in heißen Quellen kommen noch einzelne Protozoenarten vor. So finden sich: beschalte Rhizopoden (Difflugia, Trinema, Quadrula sp.) bei 40—45° C, Frontonia acuminata noch bei 49—50° C, eine Amoeba und Nassula elegans bei 50—52° C (Issel), Cyclidium glaucoma bei 51° C und Hyalodiscus sp. sogar bei 54° C in oberitalienischen Thermen, auf Ischia Infusorien gar bei 53—64,7° C. Bei vorsichtiger Erhöhung der Temperatur gelingt es, Arten, welche gewöhnlich bei Temperaturen von 10—20° C leben, bei viel höheren Temperaturen zu halten. So habe ich Amoeba vespertilio wochenlang bei Temperaturen von 35—37° C gezüchtet. Dagegen gibt Grosse-Allermann an, daß Amoeba terricola Greeff am besten bei 10—18° C gedeiht und bei Erhöhung der Temperatur auf 20° C Schädigungen zeigt, bei 25° C schon nach einigen Stunden zugrunde geht. Dallinger behauptet, daß Flagellaten innerhalb eines Jahres an Temperaturen von 70° C angepaßt werden können (?).

Wie auf alle chemischen Prozesse, so hat auch auf den Stoffwechsel steigende Temperatur einen fördernden Einfluß; so ist denn auch in der Regel bei gewissen optimalen Temperaturen die Vermehrung der Protozoen sehr beschleunigt. Wie wir das für andere Lebensprozesse schon früher erwähnt haben (S. 110), wird die Teilungsgeschwindigkeit bei Protozoen durch Temperaturerhöhung in entsprechender Weise beschleunigt, wie chemische Reaktionen. Frühere Untersuchungen hatten festgestellt, daß z. B. Paramaecium zwischen 5° und 35° C fortpflanzungsfähig bleibt, und daß für die studierten Arten dieser Gattung das Temperaturoptimum zwischen 24° und 28° C liegt. Woodruff und Baitsell haben neuerdings die genau erforschte Stammkultur (vgl. S. 280) von P. aurelia auf ihre Temperaturreaktion untersucht und fanden das Optimum zwischen 24° und 28,5° C, dagegen alle Temperaturen unter 21,5° und über 31,5° bei dauernder Zucht früher oder später tödlich. Sie bestätigten die Annahme, daß die Erhöhung der Vermehrungsrate bei steigender Temperatur nach der van't Hoffschen Regel wächst, und bestimmten den Temperaturkoëffizienten auf 2,70. (Vgl. hierzu S. 110.) Der Einfluß der Temperatur auf die Bewegung, auf die Tätigkeit der kontraktilen Vakuole, auf Depression und Befruchtungsbedürfnis ist oben schon wiederholt erörtert worden. Die Bedeutung der Temperatur für

die Entwicklung von Parasiten, z. B. der Malariaplasmodien, wird wegen seiner epidemiologischen Bedeutung unten im Speziellen Teil zu erörtern sein.

Für Parasiten liegt das Optimum der Temperatur offenbar in der Nähe der Durchschnittskörpertemperatur ihres Wirts. Während Parasiten aus kaltblütigen Tieren bei Zimmertemperatur oft lange leben, gehen Formen aus Warmblütern vielfach ziemlich rasch zugrunde. So leben Parasiten aus wechselwarmen Tieren, Myxosporidien, Coccidien, Gregarinen, Opalinen aus Fischen, Amphibien, Insekten in der Regel tagelang bei Zimmertemperatur, während solche aus Vögeln oder Säugetieren oft schnell absterben (Hämosporidien, Entamoeba coli und histolytica etc.). Während bei manchen Formen vielleicht eher die chemischen Zersetzungen des Mediums als die tiefe Temperatur den Tod verursachen, ist bei den Infusorien des Pansens der Wiederkäuer und des Coecums der Pferde durch Schuberg, Enderlein u. a. festgestellt worden, daß sie außerhalb des Wirtskörpers bald zugrunde gehen, wenn man nicht Vorsorge trifft, daß sie bei einer Temperatur von ca. 37° C gehalten werden. Bei einer solchen halten sie sich im Brutofen tagelang.

Trypanosomen (Tr. Brucei, auch Tr. Lewisi, wenn auch letzteres erst nach ca. 12-stündiger Einwirkung) werden durch Temperaturen von 40° C abgetötet. Gegen Kälte sind sie dagegen viel widerstandsfähiger. Tr. Lewisi kann man 2 Monate bei 5—7° C aufbewahren. Die pathogenen Formen dagegen halten sich bei 5° C nur 5—6 Tage. Aber sogar im gefrorenen Zustand erhalten sich unter den massenhaft absterbenden Trypanosomen einige Individuen am Leben, welche beweglich und virulent bleiben Nach $^1/_4$ Stunde Kontakt mit flüssiger Luft (—191° C) ist dies noch der Fall bei Tr. Lewisi und pathogenen Formen. Nach $1^1/_4$ Stunde noch bei Tr. Lewisi, nicht mehr bei Tr. dimorphon. Nach 24 Stunden waren alle untersuchten Formen abgestorben.

Die Bedeutung des Klimas der Umgebung für die Biologie der Protozoen ist am deutlichsten an ihrer geographischen Verbreitung zu ermessen, welche besonders auffallend bei Meeresformen und bei Parasiten ist. Bei letzteren besonders bei den Blutparasiten der Warmblüter, welche nur im warmen Klima auch außerhalb des menschlichen Körpers dauernd die Bedingungen des Gedeihens finden.

In Zusammenhang mit der Temperatur werden die noch wenig untersuchten zyklischen Variationen, Saisonformen und geographischen Formen von Protozoen, z. B. Dinoflagellaten, gebracht.

---

## Literatur über Biologie der Protozoen.

*a) Vorkommen und geographische Verbreitung.*

*454.* **Bütschli, O.,** *Protozoa. In: Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig und Heidelberg. Vol. 1.*

*455.* **Carter, J. H.,** *Notes on freshwater Infusoria of the Island of Bombay. In: Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. II. Vol. 18. 1856. p. 115 und 221.*

*456.* **Ehrenberg, Chr. G.,** *Die geographische Verbreitung der Infusionstierchen in Nordafrika und Westasien. In: Abh. d. Berl. Akad. Wiss. a. d. J. 1828 (1829). p. 1. (Ehrenberg selbst nahm lokalisierte Faunen an!)*

*457.* — *Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Leipzig 1838.*

*458.* **Francé, R. H.,** *Studien über edaphische Organismen. In: Centralbl. Bakt. II. Abt. Vol. 32. 1912. p. 1.*

459. **Goodey, T.,** *A contribution to our knowledge of the Protozoa of the soil. In: Proc. Roy. Soc. B. Vol. 84. 1911. p. 165.*
460. **Greeff, R.,** *Ueber Erdamöben. In: Sitz.-Ber. Ges. Naturw. Marburg 1891; ferner Biol. Centralbl. Vol. 11.*
461. **Leidy,** *Freshwater Rhizopods of North America. U. S. Geolog. Survey of the Territories. Vol. 12. 1879.*
462. **Martin, C. H.,** *A Note on the Protozoa from sick soil, with some account of the life cycle of a flagellate Monad. In: Proc. Roy. Soc. B. Vol. 85. 1912. p. 893.*
463. **Schewiakoff, W.,** *Ueber die geographische Verbreitung der Süßwasserprotozoen. In: Mém. Ac. Sci. Pétersbourg. (7) Vol. 41. 1893.*

*Vgl. außerdem die Ergebnisse der großen marinen Expeditionen: Challenger-, Plankton-, Valdivia-Expedition etc. und die systematischen Arbeiten über Fauna von Afrika, Australien, das tropische Asien, Amerika.*

*b) Habitus und Lebensweise.*

464. **Häcker, V.,** *Ueber die biologische Bedeutung der feineren Strukturen des Radiolarienskeletts. In: Jen. Zeitschr. Naturw. Vol. 39. 1905. p. 8.*
465. — *Finales und Kausales über das Tripyleenskelett. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 83. 1905. p. 336.*
466. **Rhumbler, L.,** *Entwurf eines natürlichen Systems der Thalamophoren. In: Nachr. d. K. Ges. Wiss. Göttingen. Math.-phys. Kl. 1895. p. 581.*
467. **Schultze, Max,** *Ueber den Organismus der Polythalamien, nebst Bemerkungen über die Rhizopoden im allgemeinen. Leipzig 1854.*

*Ferner zahllose Bemerkungen in Spezialabhandlungen.*

*c) Ernährungsanpassungen.*

468. **Bütschli** *vgl. No. 454.*
469. **Blochmann** *vgl. No. 2 S. 72.*
470. **Puschkarew, B. M.,** *Ueber die Verbreitung der Süßwasserprotozoen durch die Luft. In: Arch. Protistenk. Vol. 28. 1913. p. 323.*
471. **Stein,** *vgl. No. 6. S. 75.*
472. **Stokvis, C. S.,** *und* **Swellengrebel, N. H.,** *Purification of water by Infusoria. In: Journ. of Hyg. Vol. 11. 1912. p. 481.*
473. **Woodruff, L. L.,** *Observation on the origin and sequence of the Protozoan fauna of hay infusions. In: Journ. exp. Zool. Vol. 12. 1912. p. 205.*

*d) Parasitismus und pathogene Bedeutung.*

474. **Braun, M.,** *Die Parasiten des Menschen. 4. Aufl. Würzburg 1908.*
475. — *und* **Teichmann,** *Ueber Trypanosomen-Immunisierung. In: Deutsch. med. Wochenschr. 1912. No. 3. p. 107.*
476. **Brumpt, E.,** *Précis de parasitologie. Paris 1910. 915 pp. 4 Taf. 683 Fig.*
477. **Daniel, Frank,** *Adaption and immunity of lower organisms to ethyl alcohol. In: Journ. exper. Zool. Vol. 6. 1909. p. 571—611.*
478. **Davenport** *and* **Neal,** *On the acclimatisation of organisms to poisonous chemical substances. In: Arch. f. Entwicklungsmech. Vol. 2. 1895. p. 581.*
479. **Dieudonné, A,** *Immunität, Schutzimpfung und Serumtherapie. 5. Aufl. Leipzig 1908.*
480. **Doflein, F.,** *Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. 1. Aufl. Jena 1901.*
481. — *und* **Prowazek, S. v.,** *Die pathogenen Protozoen. In: Kolle und Wassermann, Handb. d. pathog. Mikroorganismen. Vol. 1. 1903.*
482. — *Ueber Dauerformen und Immunität beim Froschtrypanosoma. In: Berichte Naturf. Ges. Freiburg i./Br. Vol. 20. 1913. p. XXVII.*
483. **Ehrlich,** *Zahlreiche Arbeiten über Immunität.*
484. **Ehrlich, P., Roehl, W.,** *und* **Gulbransen, R.,** *Ueber serumfeste Trypanosomenstämme. Bemerkungen zu der Arbeit von Levaditi und Muttermilch. In: Zeitschr. f. Immunitätsforsch. u. exper. Therapie. Orig. Vol. 3. 1909. p. 296—299.*
485. **Gruber, M.,** *Zur Theorie der Antikörper. In: Münchn. med. Wochenschr. 1901 u. 1903.*
486. **Kanthack, Durham** *und* **Blanford,** *Ueber die Nagana- oder die Tsetsefliegenkrankheit. In: Hygien. Rundschau. Vol. 8. 1898.*
487. **Kerr, W. M.,** *A review of the important pathogenic Protozoa found in man. In: N. Y. med. Journ. Vol. 90. 1909. p. 684—688.*
488. **Koch, R.,** *Berichte I—V, Schlußbericht und zusammenfassende Darstellung über die Tätigkeit und Ergebnisse der Deutschen Malaria-Expedition. In: Deutsch. med. Wochenschr. 1899—1900.*

489. **Laveran et Mesnil**, *La sarcocystine, toxine des Sarcosporidies. In: C. R. Soc. Biol. Paris. Sér. XI. Vol. 1. 1899. p. 311.*
490. — — *Trypanosomes et trypanosomiases. Paris 1904. Vgl. auch: Recherches sur le traitement et la prévention du Nagana. In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 16. 1902. p. 785.*
491. **Leuckart, R.**, *Die Parasiten des Menschen. 2. Aufl. Leipzig 1879—1890.*
492. **Levaditi, C., et Mutermilch, St.**, *Le mécanisme de la création des variétés de trypanosomes résistant aux anticorps. In: Comptes rendus de la Soc. Biol. T. 67. 1909. p. 49.*
493. **Lühe, M.**, *Die im Blut schmarotzenden Protozoen und ihre nächsten Verwandten. In: Mense, Handb. der Protozoenkrankheiten. Vol. 3. 1906. p. 69.*
494. **Mendeleeff-Goldberg, P.**, *Die Immunitätsfrage bei der Trypanosomenkrankheit der Frösche. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 31. 1913. p. 241.*
495. **Metschnikoff, E.**, *Immunité. Paris 1902.*
496. **Mesnil, F.**, *Aperçu sur l'hérédité dans les maladies à Protozoaires. In: Bull. Inst. Pasteur. Vol. 3. 1905. p. 401.*
497. **de Pctschenko, Boris**, *Contribution à l'étude de l'immunité chez les Protozoaires. In: Centralbl. f. Bakt. u. Par. Abt. I. Orig. Vol. 56. 1910. p. 90—92.*
498. **Rabinowitsch und Kempner**, *Die Trypanosomen in der Menschen- und Tierpathologie etc. In: Centralbl. f. Bakt. Vol. 34. 1903. p. 804.*
499. **Rievel und Behrens**, *Beiträge zur Kenntnis der Sarcosporidien und deren Enzyme. In: Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 35. 1904. p. 341.*
500. **Rössle, R.**, *Spezifische Sera gegen Infusorien. In: Arch. f. Hyg. Vol. 54. 1905. p. 1.*
501. — *Zur Immunität einzelliger Organismen. In: Verh. Deutsch. Path. Ges. Vol. 13. 1909. p. 158—162.*
502. **Schilling, Claus**, *Piroplasmosen. In: Kolle und Wassermann, Handb. d. pathog. Mikroorganismen. I. Ergänzungsbd. 1906. p. 75.*
503. — *Immunität bei Protozoeninfektionen. In: Kolle und Wassermann, Handb. der pathog. Mikroorganismen. 2. Aufl. Vol. 7. 1913. p. 565.*
504. **Stiles, Ch., Wardall und Hassal, S.**, *Compendium of animal parasites reported for rats and mice (gen. mus). The rat and its relation to the public health. Washington 1910. p. 111—122.*
505. **Teichmann, E.**, *Ueber das Gift der Sarcosporidien. In: Arch. Protk. Vol. 20. 1910. p. 97—125.*
506. **Ward, H. B.**, *The influence of parasitism on the host. In: Proceed. Am. Ass. Advanc. Sci. Vol. 56. 1907.*
507. **Weinland, E.**, *Ueber ausgepreßte Extrakte von Ascaris lumbricoides und ihre Wirkung. In: Zeitschr. f. Biologie. Vol. 43. 1902. p. 86.*
508. — *vgl. No. 127. S. 141.*
509. — *Ueber Antifermente. I und II. In: Zeitschr. f. Biologie. Vol. 44. 1908. p. 1 u. 45.*
510. **Wordwilko, A.**, *Ueber den Ursprung der Erscheinung von Zwischenwirten bei den tierischen Parasiten. In: Biol. Centralbl. Vol. 29. 1909. p. 369—381, 395—413, 441—457, 459—467.*

*e) Die Parasiten der Protozoen.*

511. **Bütschli, O.**, *vgl. No. 454.*
512. **Blochmann, R.**, *Ueber eine neue Haematococcus-Art. Habilitationsschrift Heidelberg 1886.*
513. **Dangeard, P. A.**, *Parasites du noyau et du protoplasma. In: Le Botaniste. Poitiers 1894/95. Fasc. 6.*
514. **Doflein, F.**, *Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien, 1. In: Arch. f. Protistenk. I. Supplementband. 1907. p. 250.*
515. **Petschenko, B. de**, *Drepanospira Mülleri n. g. n. sp. parasite des paramécium; contribution à l'étude de la structure des bactéries. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 22. 1911. p. 248.*
516. **Prandtl, H.**, *Der Entwicklungskreis von Allogromia sp. In: Arch f. Protistenk. Vol. 9. 1907. p. 1.*

*f) Anpassungen der Fortpflanzung.*

517. **de Bary**, *Die Mycetozoen. Leipzig 1864.*
518. **Bütschli, O.**, *In: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Vol. 35. 1881. p. 384.*
519. **Doflein**, *vgl. oben No. 480 und 481.*
520. **Kuschakewitsch, S.**, *Beobachtungen über vegetative, degenerative und germinative Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmdarms. In: Arch f. Protistenk. Suppl.-Vol. 1. 1907. p. 202.*

521. **Schellack, C.,** *Ueber die Entwicklung und Fortpflanzung von Echinomera hispida. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 9. 1907. p. 297.*

*g) Einfluß des Mediums.*

522. **Goodey, T.,** *The excystation of Colpoda cucullus from its resting cysts, and the nature and properties of the cyst membranes. In: Proc. Roy. Soc. Vol. 86. 1913. p. 427.*
523. **Lühe, M.,** *Ergebnisse der neueren Sporozoenforschung. Jena 1899.*
524. **Nagai, H.,** *Der Einfluß verschiedener Narcotica, Gase und Salze auf die Schwimmgeschwindigkeit von Paramaecium. In: Zeitschr. f. allgem. Physiol. Jena 1907. Vol. 6. p. 195.*
525. **Noc, F.,** *Sur la durée de conservation de Protozoaires à l'état humide ou desséché. In: C. R. Soc. Biologie. Vol. 76. 1914. p. 166.*
526. **Nussbaum, M.,** *Vom Ueberleben lufttrocken gehaltener encystierter Infusorien. In: Zool. Anz., Vol. 20. 1897. p. 354.*
527. **Peters, A. W.,** *Metabolism and division in Protozoa. In: Proceed. Americ. Acad. Arts and Science. Vol. 39. 1904. p. 441.*
528. **Prowazek, S. v.,** *Giftwirkung und Protozoenplasma. In; Arch. f. Protistenk. Vol. 18. 1910. Heft 3. p. 221—244.*
529. **Ross, R.,** *Untersuchungen über Malaria. Jena 1905.*
530. **Schaudinn, F.,** *Studien über krankheitserregende Protozoen. II. Plasmodium vivax, der Erreger des Tertianfiebers beim Menschen. In: Arb. Kais. Gesundheitsamt. Vol. 19. 1902. p. 169.*
531. **Woodruff, L. L.,** *Affects of alcohol on the life cycle of infusoria. In: Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory Woodshall, Mass. Vol. 15. 1908. p. 86.*
532. **Yasuda, A.,** *Studien über die Anpassungsfähigkeit einiger Infusorien an konzentrierte Lösungen. In: Journ. Coll. Sci. Tokyo. Vol. 13. 1900. p. 101.*
533. **Zuelzer, M.,** *Ueber den Einfluß des Meerwassers auf die pulsierende Vakuole. In: Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin. 1907. p. 90.*

*h) Einfluß von Licht und Strahlen.*

534. **Busch** *und* **v. Tappeiner,** *Ueber Lichtbehandlung blutparasitärer Krankheiten. In: Deutsch. Arch. klin. Med. Vol. 87. 1906.*
535. **Hertel, E.,** *Die Beeinflussung des Organismus durch Licht, speziell durch die chemisch wirksamen Strahlen. In: Zeitschr. f. allg. Physiol. Vol. 4. 1904. p. 1.*
536. — *Ueber physiologische Wirkung von Strahlen verschiedener Wellenlänge. II. Mitteil Ibid. Vol. 5. 1905. p. 95.*
537. **Josef** *u.* **Prowazek,** *Versuche über die Einwirkung von Röntgenstrahlen auf einige Organismen, besonders deren Plasmatätigkeit. In: Zeitschr. f. allg. Physiol. Vol. 1. 1902.*
538. **Laveran** *und* **Mesnil,** *Les Trypanosomes et les trypanosomiases. Paris 1904. p. 74.*
539. **Löwenthal, W.,** *und* **Rutkowski,** *Die Wirkung der Röntgenstrahlen auf Trypanosoma Lewisi. In: Therapie der Gegenwart. September 1907.*
540. **Schaudinn, F.,** *Ueber den Einfluß der Röntgenstrahlen auf Protozoen. In: Pflügers Arch. f. die ges. Physiol. Vol. 77. 1899. p. 29.*
541. **Veneziani,** *Ueber die Einwirkung des Radiums auf die Opalina ranarum. In: Centralbl. f. Physiol. Vol. 18. 1904. p. 130.*
542. **Zuelzer, M.,** *Ueber die Einwirkung der Radiumstrahlen auf Protozoen. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 5. 1905. p. 358.*

# V. System der Protozoen.

Das in der ersten Auflage dieses Buchs eingeführte System ist von allen Kennern der Protozoen angenommen worden, da es zugleich ein natürliches System und eine übersichtliche Anordnung der Protozoen darbietet. Es stellte eine Modifikation des von Bütschli angewandten Systems dar; bei der Anordnung der Gruppen wurden die Fortpflanzungserscheinungen mehr als bisher berücksichtigt und den Bewegungsorganellen eine geringere Bedeutung zugesprochen.

Man hatte früher die Protozoen in 4 gleichgeordnete Klassen eingeteilt:

I. Rhizopoda,
II. Mastigophora,
III. Sporozoa,
IV. Ciliata.

Nach meinem System ergeben sich folgende Modifikationen:

I. Unterstamm:

**Plasmodroma.** Protozoen mit Pseudopodien oder Flagellen als Fortbewegungsorganellen, einem oder mehreren meist bläschenförmigen Kernen, iso- oder anisogamer Befruchtung und einem meist dizyklischen Entwicklungskreis, in dem geschlechtliche Generationen mit ungeschlechtlichen (Gameten mit Agameten) abwechseln.

Sie zerfallen in folgende Klassen:

1. Bewegung durch Pseudopodien. I. Klasse: **Rhizopoda.**
2. Bewegung durch Geißeln. II. Klasse: **Mastigophora.**
3. Bewegung verschiedenartig, meist durch Parasitismus reduziert. Metagame Vermehrung durch zahlreiche beschalte Fortpflanzungskörper (Sporen). III. Klasse: **Sporozoa.**

II. Unterstamm:

**Ciliophora.** Protozoen mit zahlreichen Cilien als Bewegungsorganellen, mit einem oder mehreren dicht gebauten Hauptkernen und einem bis vielen bläschenförmigen Nebenkernen (oder selten zahlreichen der letzteren Art allein) versehen; Befruchtung durch anisogame Verschmelzung oder durch Austausch von Kernsubstanzen ohne Verschmelzung der Zellleiber. Vermehrung nur durch einfache Teilung oder durch Knospung; die Befruchtung bedingt keine besondere Fortpflanzungsform.

Sie zerfallen in folgende Klassen:

1. Cilien während des ganzen Lebens vorhanden; Nahrungsaufnahme durch Osmose oder durch Cytostome.
   IV. Klasse: **Ciliata.**
2. Cilien nur an den Jugendstadien vorhanden; Nahrungsaufnahme durch röhrchenartige Organellen.
   V. Klasse: **Suctoria.**

Dies System ist nun, wie durch die Forschungen des letzten Jahrzehnts immer klarer hervortritt, immer noch kein vollkommen natürliches System. Versuche zu seiner Reform werden immer wieder gemacht; so hat in den letzten Jahren Hartmann wiederholt Vorschläge zu seiner Abänderung gebracht. Am eingreifendsten war die von ihm vorgenommene Aufstellung einer besonderen Ordnung der Mastigophoren, der Binucleata, in welcher er mit den Trypanosomen, die bis dahin zu den Sporozoen gerechneten Hämosporidien, zusammenfaßte. Es waren hauptsächlich theoretische Erwägungen, welche ihn zu dieser Gruppierung veranlaßten. Seitdem haben sich die spärlichen Tatsachen, welche zu ihrer Begründung herangezogen wurden, als falsche Beobachtungen herausgestellt oder doch nicht bestätigen lassen. Im Speziellen Teil werden wir die Gründe erörtern, welche eine andere Anordnung der betreffenden Formen notwendig machen.

Weniger bedeutungsvoll ist die zweite Hartmannsche Neuerung im System. Die Klasse der Sporozoen wird seit längerer Zeit schon in die beiden Unterklassen der Telosporidia und Neosporidia geteilt. Hartmann erhebt nun diese Unterklassen zu Klassen des Stamms der Protozoen und stellt sie als gleichgeordnet den Mastigophoren, Rhizopoden und Ciliophoren an die Seite. Es hat dies weder theoretische noch praktische Bedeutung. Die Trennung beider Gruppen wird mit der Annahme ihres verschiedenen phylogenetischen Ursprungs begründet. Nun machen ja die hochdifferenzierten Vertreter beider Gruppen einen sehr voneinander abweichenden Eindruck. Da wir aber von beiden Gruppen noch sehr unvollkommene Kenntnisse haben, in beiden Abstammung und Phylogenie uns noch unklar sind, läßt sich ihre Trennung nicht eingehender begründen. Speziell über die Bedeutung der verschiedenen Bewegungsweise beider können wir uns keine bestimmte Vorstellung machen.

Auch die speziellen Aenderungen Hartmanns am System der Mastigophoren habe ich nicht angenommen. Die Gründe für meine Stellungnahme sind im Speziellen Teil erwähnt, in welchem ich eine wesentliche Aenderung des Systems der Mastigophoren und einige Neuerungen im System der Rhizopoden zur Anwendung bringe. Diese Neuerungen beruhen auf eigenen Forschungen, deren Publikation an anderem Orte mir die Gelegenheit geben wird, die Aenderungen des Systems ausführlicher zu begründen, als dies im Texte eines Lehrbuchs geschehen kann.

Die Gründe, welche mich veranlaßt haben, die Spirochäten nicht mehr ausführlich in diesem Lehrbuch der Protozoenkunde zu behandeln, sind in der Einleitung des Speziellen Teils dargestellt. Bei der Besprechung der Mastigophoren ist auch begründet, warum diese an den Grund des ganzen Protozoensystems angeordnet werden.

## System der Protozoen.

Stamm: **Protozoa.**

I. Unterstamm: **Plasmodroma** Doflein.

I. Klasse: **Mastigophora** Diesing.

I. Unterklasse: **Phytomastigina** Doflein.

I. Ordnung: *Chrysomonadina* Stein.
II. „ *Cryptomonadina* Stein.
III. „ *Dinoflagellata* Bütschli.
IV. „ *Euglenoidina* Blochmann.
V. „ *Chloromonadina* Klebs.
VI. „ *Phytomonadina* Blochmann.

II. Unterklasse: **Zoomastigina** Doflein.

I. Ordnung: *Protomonadina* Blochmann.
II. „ *Polymastigina* Blochm. em. Doflein.
III. „ *Hypermastigina* Grassi.
IV. „ *Distomatina* Klebs.
V. „ *Cystoflagellata* Haeckel.

II. Klasse: **Rhizopoda** v. Siebold.

I. Ordnung: *Amoebina* Ehrenberg.
II. „ *Rhizomastigina* Bütschli.
III. „ *Heliozoa* Haeckel.
IV. „ *Radiolaria* Joh. Müller.
V. „ *Foraminifera* d'Orbigny.
VI. „ *Mycetozoa* De Bary.

III. Klasse: **Sporozoa** Leuckart.

I. Unterklasse: **Telosporidia** Schaudinn.

I. Ordnung: *Coccidiomorpha* Doflein.

I. Unterordnung: Coccidia Leuckart.
II. „ Haemosporidia Danilewski em. Schaudinn.

II. Ordnung: *Gregarinida* Aimé Schneider em. Doflein.

I. Unterordnung: Eugregarinaria Doflein.
II. „ Schizogregarinaria Léger.

II. Unterklasse: **Neosporidia** Schaudinn.

I. Ordnung: *Cnidosporidia* Doflein.

I. Unterordnung: Myxosporidia Bütschli.
II. „ Microsporidia Balbiani.
III. „ Actinomyxidia Caullery und Mesnil.

II. Ordnung: *Sarcosporidia* Balbiani.
III. „ *Haplosporidia* Caullery und Mesnil.

II. Unterstamm: **Ciliophora** Doflein.
I. Klasse: **Ciliata** Bütschli.
I. Ordnung: *Holotricha* Stein.
II. „ *Heterotricha* Stein.
III. „ *Oligotricha* Bütschli.
IV. „ *Hypotricha* Stein.
V. „ *Peritricha* Stein.
II. Klasse: **Suctoria** Bütschli.

**System der Protozoen nach Hartmann.**

I. Klasse: **Sarcodina.**
II. „ **Cnidosporidia.**
III. „ **Mastigophora.**
IV. „ **Trichonymphidae.**
V. „ **Telosporidia.**
VI. „ **Infusoria.**

---

## Literatur über die Systematik der Protozoen.


*543.* ***Awerinzew, S.,*** *Ueber die Stellung im System und die Klassifizierung der Protozoen. In: Biol. Centralbl. Vol. 30. 1910. p. 465.*

*544.* ***Blochmann, F.,*** *Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. Abt. I. Protozoa. 2. Aufl. Hamburg 1895.*

*545.* ***Bütschli, O.,*** *Protozoa. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Vol. 1. 1880—1889.*

*546.* ***Doflein, F.,*** *Das System der Protozoen. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 1. 1902 p. 169.*

*547.* ***Hartmann, M.,*** *Das System der Protozoen. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 10. 1907. p. 139.*

*548.* *— Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Trichonymphiden. In: Festschr. zum 60. Geb. Rich. Hertwigs. Vol. 1. 1910. p. 349.*

*549.* *— und* ***Jollos, V.,*** *Die Flagellatenordnung „Binucleata". In: Arch. f. Protistenk. Vol. 19. 1910. p. 81.*


*Die gesamte ältere Literatur ist bei Bütschli ausführlich dargestellt.*

---

# VI. Technik der Protozoenuntersuchung.

Die Technik der Protozoenuntersuchung erfordert eine vielseitige Schulung des Forschers. Jedes Protozoon kann uns bei genauerem Studium vor Probleme führen, welche mit den Fundamenten der Wissenschaft vom Leben zusammenhängen und für deren Untersuchung der forschende Protozoologe vorbereitet sein sollte. Voraussetzung ist für ihn also gründliche Kenntnis der chemischen und physikalischen Untersuchungsmethoden und Beherrschung der zoologischen Technik, speziell der Methoden der Zellforschung. Oft wird er in die Lage kommen, Versuchsanordnungen zu erproben, welche sonst vorwiegend von Physiologen, Botanikern und Bakteriologen angewandt werden. Schmerzlich wird er es oft empfinden, wenn ihm Kenntnisse auf medizinischem und pathologisch-anatomischem Gebiete fehlen. In vielen Fällen ist heutzutage eine Lösung der sich bietenden Aufgaben nur durch das Zusammenwirken von Vertretern verschiedener Disziplinen, vor allem von Zoologen und Medizinern, möglich.

Mannigfache Erfahrungen veranlassen mich, nachdrücklich zu betonen, daß für den Protozoologen die erste Regel sein muß, nicht zu vergessen, daß die Protozoen lebende Wesen sind. Grundlage jeder Untersuchung von Protozoen muß also das Studium der lebenden Tiere sein, und zwar

1) unter den natürlichen Existenzbedingungen,
2) in künstlichen Kulturen,
3) unter dem Deckglas auf dem Objektträger.

Der geübte Protozoenkenner schärft seinen Blick für das Vorkommen von Protozoen in der freien Natur so, daß er nicht nur mit bloßem Auge das Vorkommen von grünen Euglenen und anderen Phytomastiginen erkennt, sondern auch aus dem Charakter eines Gewässers beurteilen lernt, ob es reich an Diatomeen und Thalamophoren, oder ob es mit Fäulnisbewohnern erfüllt ist, oder ob die Fauna ganz spärlich sein wird.

Planktonische Formen des Süßwassers und des Meeres fängt man mit den anderen Plauktonorganismen zusammen in feinen Netzen (Planktonnetzen); man bringt das gefangene Material in große Glasgefäße mit viel Wasser und sucht aus diesem dann die zu studierenden Protozoen heraus. Um sie eine Zeitlang am Leben zu halten, muß man sie in reichliches reines Wasser bringen.

Viel Zeit und Arbeit kann man sich ersparen, wenn man sich beizeiten daran gewöhnt, in dem in ein Glas geschöpften Wasser die

nicht allzu kleinen Protozoen mit bloßem Auge oder mit Hilfe einer Lupe zu erkennen. Actinosphärien, Amöben, Spirostomum, Stentor und viele andere Formen kann man leicht ohne Anwendung des Mikroskops erkennen und einzeln herausfangen. Zu diesem Zweck verwendet man entweder Pipetten mit Gummihütchen oder in eine Spitze ausgezogene Glasröhren, welche man ins Wasser eintaucht, indem man ihr anderes Ende mit der Fingerspitze zuhält. Hat man die Spitze dem zu fangenden Protozoon genähert, so läßt man durch Abheben der Fingerspitze das Wasser je nach der Zartheit des Protozoons, welches dabei mitgerissen wird, mehr oder weniger plötzlich eintreten. Dieselbe Methode muß man auch oft unter dem Mikroskop bei stärkeren Vergrößerungen anwenden, wobei man dann zum Einsaugen der Objekte zu Kapillaren ausgezogene Glasröhrchen benützt.

Zum Aufsuchen und Beobachten einzelner Protozoen an den Wänden von Glasaquarien oder größeren Kulturgläsern hat sich das Horizontalmikroskop sehr bewährt.

Um ein Protozoon genau studieren zu können, muß man es in allen Stadien seines Lebens beobachten. Dies können wir nur erzielen, wenn wir seine natürlichen Existenzbedingungen sorgfältig erforschen. Bei freilebenden Formen z. B. müssen wir zunächst die Natur des Gewässers, in welchem wir es auffanden, feststellen: ob es sauerstoffreich oder sauerstoffarm, reich an organischen Substanzen, an Salzen etc. ist. In der Praxis verfährt man in der Regel so, daß man eine größere Quantität des Wassers, in welchem man die betreffende Art gefunden hat, ins Laboratorium mitnimmt, um es bei der Anlegung der Kulturen zu verwenden. Dies Verfahren wird manche Mißerfolge ersparen, da viele Protozoen gegen Schwankungen in der Zusammensetzung des umgebenden Mediums sehr empfindlich sind, z. B. gehen Tiere aus kalkarmem Wasser beim Uebersetzen in kalkreiches Wasser leicht zugrunde.

Sehr wichtig ist die Feststellung der Nahrung der zu züchtenden Form. Bei größeren Arten kann sie durch Beobachtung im Kulturgefäß nachgewiesen werden. Vielfach wird eine Untersuchung der Nahrungsvakuolen zum Ziel führen.

Hat man festgestellt, ob es sich um einen Bakterien-, einen Infusorien-, Algen-, Diatomeenfresser usw. handelt, so gilt es, die betreffende Nahrung für das Tier zu beschaffen. Für Bakterienfresser, also z. B. Paramaecium, Colpoda etc. erzielt man leicht die nötige Bakterienmasse, indem man kleine Stücke Muschelfleisch (gut ausgewaschene Teile vom Fuß einer Anodonta oder Unio), auch Salatblätter, Gras, Heu, Stroh mit Wasser übergießt und so faulen läßt. Die Züchtungsversuche von Calkins, Jennings, Woodruff u. a. haben gezeigt, daß oft die Rassen der gleichen Art in verschiedenen Nährlösungen verschieden gut gedeihen. Um dies zu erforschen, wurden zur Anlage von Kulturen Abkochungen von Pflanzen und Pflanzenteilen, besonders von Heu, ferner Fleischbouillon und Fleischextraktlösungen verwendet. Woodruff hat z. B. als besonders geeignet für die von ihm untersuchte Rasse von Paramaecium aurelia eine Lösung von 0,025 Proz. Fleischextrakt in destilliertem Wasser gefunden. Das notwendige Bakterienwachstum in solchen Lösungen stellt sich nach Uebertragung der zu kultivierenden Protozoen in die Lösungen von selbst ein; es ist auch möglich, den Tieren in die Lösungen geimpfte besondere Bakterienarten zur Verfügung zu stellen.

Bei sorgfältig zu kontrollierenden Kulturen müssen die Versuchstiere häufig in neue Nährflüssigkeiten übertragen werden, um die Schädigungen durch Anhäufung der eigenen Stoffwechselprodukte zu verhüten. Für sauerstoffbedürftige Formen ist häufige Erneuerung des Kulturwassers durch durchlüftetes Wasser oder Schütteln und Pipettierung der Kulturflüssigkeit notwendig. Durch Erneuerung der Kulturflüssigkeit ist Ueberhandnahme der Bakterien und Fäulnis zu verhüten, wenn die gezüchteten Arten dagegen empfindlich sind. In stark wachsenden Kulturen findet man oft am Boden dicke Lagen durch die Fäulnis abgetöteter Protozoen. Viele Formen sind dagegen mehr oder weniger anoxybiotisch (vgl. S. 104); ihnen muß man von vornherein in Fäulnis befindliche Flüssigkeiten darbieten; in manchen Fällen empfiehlt es sich sogar, Schwefelwasserstoff durch die Kulturlösung zu leiten.

Protozoen aus solchen Kulturen kann man zur Fütterung räuberischer Formen verwenden; so sind viele Rhizopoden Infusorienfresser. Amoeba proteus läßt sich sehr gut mit Paramaecium, Actinosphaerium Eichhorni mit Stentor coeruleus füttern.

Algen- und Diatomeenrasen sind in gut dem Tageslicht ausgesetzten Gefäßen in reinem Wasser oder in Kulturlösungen leicht zu züchten. In Wasser aus Moor- und Sumpfgräben kann man überall die geeigneten Formen erhalten. Da ein guter Rasen zu seiner Entwicklung längere Zeit braucht, ist es vorteilhaft, solche bereit zu halten, um sie bei gegebener Gelegenheit mit den zu züchtenden Protozoen zu besiedeln.

Ueber die Herstellung von Infusionen und die in solchen häufigeren Formen finden sich Angaben oben auf S. 316. Mißlingen von Kulturen wird nicht selten dadurch bedingt, daß manche Protozoenformen sich gegenseitig ungünstig beeinflussen. Manche größeren Infusorien, vor allem aber Rhizopoden (Amöben etc.) vertragen das Auftreten von zahlreichen kleinen Ciliaten und Flagellaten in den Kulturen absolut nicht. Die sehr lebhaften kleinen Tiere stoßen und drängen an den größeren Tieren so viel herum, daß die mechanischen Insulte den letzteren verderblich werden. Chemische Schädigungen durch Stoffwechselprodukte sind ebenfalls häufig zu beobachten.

Bei geeigneter Ernährung kann man oft in wenigen Tagen aus 2—3 Individuen einer Protozoenart viele Hunderte heranzüchten. Da die meisten Protozoen die Zucht unter dem Deckglas nicht sehr gut vertragen, empfiehlt es sich, sie entweder in etwas größeren Wasserportionen in hohl geschliffenen Objektträgern, welche in feuchten Kammern gehalten werden, in Uhrgläsern oder „im hängenden Tropfen“ zu kultivieren. Beide Methoden haben den Vorteil, daß das Wasser mit einer größeren Oberfläche in Berührung mit der Luft ist. Infolgedessen müssen aber auch besondere Maßregeln getroffen sein, um die Verdunstung zu verhüten.

Für die Zucht im hängenden Tropfen werden kleine feuchte Kammern nach F. E. Schulze in den Handel gebracht (s. Fig. 322). Es sind dies dicke Objektträger mit eingeschliffener Rinne, auf welche ein Glasring aufgesetzt wird, welcher das Deckglas trägt. An der Unterseite des Deckglases wird der Kulturtropfen angehängt, darauf das Deckglas auf den Glasring aufgesetzt und seine Ränder mit Wachs oder Vaseline abgedichtet. Dann wird der Ring auf den Objektträger aufgesetzt, dessen Rinne man vorher mit Wasser gefüllt hat, und auch

hier die Spalte mit Vaseline luftdicht verschlossen. So wird eine feuchte Kammer gebildet, in welcher der hängende Tropfen sich tagelang erhalten kann, ohne zu verdunsten. Beginnt nach einiger Zeit sich dennoch Verdunstung zu zeigen, so muß man den Tropfen ergänzen und den Verschluß nachprüfen.

Die größeren Kulturen legt man in einem Uhrglas mit geschliffenem Rand an; ein genau passendes zweites Uhrglas wird als Deckel verwendet, um die Verdunstung und das Hineinfallen von Fremdkörpern, besonders von Staub, zu verhüten. Sehr viele Protozoenkulturen leiden sehr schnell unter Staubverunreinigung. Gegen Verdunstung werden solche Uhrglaskulturen noch weiterhin gesichert, indem man die aufeinander passenden Ränder der Uhrgläser mit Vaseline oder Lanolin bestreicht (Vorsicht, daß keine Fettschicht auf der Kulturflüssigkeit entsteht!).

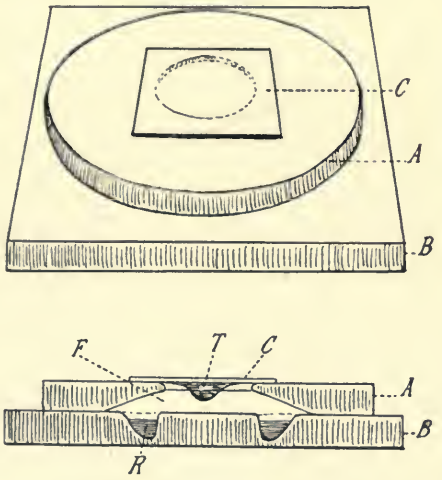



Fig. 322. Feuchte Kammer nach F. E. Schulze. Oben Ansicht, unten Durchschnitt. *B* Bodenstück mit Rinne *R* (mit Wasser gefüllt). *A* Aufsetzring. *C* Deckglas. *T* an letzterem hängender Kulturtropfen. *F* mit feuchter Luft erfüllter Raum. (Orig.)

In solchen Uhrglaskulturen kann man Protozoenstämme jahrelang fortzüchten; sie sind besonders wichtig zum Studium der Physiologie und der Fortpflanzungserscheinungen der Protozoen. Man muß die Tiere in solchen Kulturen sehr sorgfältig pflegen. Je nach ihrem Sauerstoffbedürfnis muß das Wasser erneuert werden, müssen die Schmutzpartikel und Nahrungsreste entfernt werden. Regelmäßige Fütterung ist erforderlich; besonders bei Rhizopoden ist es nützlich, bei jeder solchen Prozedur die Kultur leicht zu schütteln.

„Feuchte Kammern" bestehen aus Glasglocken, deren unterer geschliffener Rand in einen großen Teller eintaucht, der mit Wasser gefüllt ist. In dem Teller stehen Gestelle, auf denen Objektträger, Uhrgläser usw. aufgestellt werden können. Damit beim Abheben der Glocke das angesaugte Wasser nicht Objekte wegschwemmt oder betropft, muß die Glocke oben einen Hals besitzen, der mit einem vor dem Abheben zu entfernenden Korkstopfen verschlossen wird. Vor allem, wenn es sich um kleine Mengen von Kulturflüssigkeit handelt, muß man an die Wand der Glocke mit Wasser getränkte Stücke von Filtrierpapier andrücken, damit die Wasserdampfsättigung der Luft in der geschlossenen Glocke erreicht wird.

Ganz andere Methoden müssen natürlich bei der Erforschung der parasitischen Protozoen angewandt werden. Hier muß dem Studium des Parasiten in der Regel das der Biologie seines Wirtes vorausgehen; in vielen Fällen ist auch eine genaue Untersuchung der Anatomie des Wirtstieres notwendig. Man vergleiche hierzu die Entdeckungsgeschichte des Generationswechsels der Coccidien, der Ma-

lariaparasiten u. a. Vor allem die Forschungen von Schaudinn sind durch die weitblickende Gründlichkeit der Vorstudien mustergültig. Da bei solchen Arbeiten von Fall zu Fall besondere Vorkehrungen und Versuchsanordnungen erfordert, so können dafür keine Regeln aufgestellt werden.

Sehr wichtig ist beim Kultivieren von Protozoen die peinlichste Sauberkeit. Kulturgefäße, Uhrgläser, Objektträger, Pipetten, Glasröhren sollten auf das sorgfältigste gereinigt und dann stets nur mit Wasser in Berührung gebracht werden. Man hüte sich vor allem, Gefäße etc. beim Kultivieren zu verwenden, welche in Berührung mit Sublimat oder anderen Konservierungsflüssigkeiten gekommen sind. Minimale Spuren von solchen genügen oft, um die Kulturen anormal zu machen oder sie schnell zum Aussterben zu bringen. Will man ganz sicher gehen, so verwende man beim Züchten nur neue Gefäße und Instrumente.

Ganz besondere Vorsicht erfordern natürlich die Versuche, Protozoen in ähnlicher Weise wie Bakterien in Reinkulturen zu züchten. Theoretisch ist natürlich nichts gegen die Möglichkeit solcher Reinkulturen in geeigneten Nährmedien einzuwenden. Praktisch scheitert aber bisher die Mehrzahl der Versuche an verschiedenen Schwierigkeiten:

1) Es ist fast unmöglich, die Mehrzahl der freilebenden oder parasitischen Protozoen in ein Nährmedium zu übertragen, ohne dasselbe mit zahlreichen am und im Körper des Protozoons haftenden Bakterien zu infizieren.

2) Die Organisation sehr vieler Protozoen veranlaßt sie zu einer ganz bestimmten Art der Nahrungsaufnahme, z. B. durch Schlucken oder Umfließen, wobei sie auf geformte Nahrung in kleineren Stücken angewiesen sind. Aufnahme flüssiger Nahrung durch Mundöffnungen kann meist nicht in genügendem Maße erfolgen. Ist die Hautschicht einer solchen Form für die geeigneten Nährstoffe nicht durchlässig, so kann eine Ernährung auf osmotischem Wege nicht erfolgen, und die Tiere gehen zugrunde, obwohl alle für ihren Stoffwechsel notwendigen Substanzen vorhanden sind. Es ist ja oft sogar sehr schwer, Protozoen mit einer ihnen nicht ganz entsprechenden natürlichen Nahrung zu füttern. Manche Amöbenspecies gehen z. B. zugrunde, wenn man ihnen etwas zu große Diatomeen zum Fressen gibt. Sie verhungern, weil sie nicht genug davon in einer gegebenen Zeit bewältigen können.

3) Die Entwicklungsgeschichte vieler Protozoen macht sie in so hohem Grade von besonderen biologischen Bedingungen abhängig, daß es nicht gelingt, die verschiedenen Stadien im künstlichen Medium zu züchten.

Immerhin ist es denkbar, daß für manche Formen durch eingehendes Studium die geeigneten Kulturbedingungen gefunden werden, durch deren Abwandlung man unter Umständen sogar die einzelnen Stadien sollte hervorrufen können. Von Kulturversuchen mit guten oder doch annähernden Erfolgen seien folgende angeführt.

## I. Amöbenkulturen.

Echte Reinkulturen von Amöben zu züchten, ist bisher noch nicht gelungen, und es erscheint auch ein Versuch hierzu nicht sehr aus-

sichtsreich. Da jedoch viele Amöben sich vorwiegend von Bakterien und kleinen Mikroorganismen ernähren, so hat man durch Züchtung auf Nährböden, welche für solche günstig sind, sehr individuenreiche, kräftige Amöbenkulturen erzielt. Es handelt sich also um eine Methode, den Amöben ohne immer erneute Fütterung möglichst geeignete Ernährungsbedingungen darzubieten.

Man impft zu diesem Zweck Amöben in sterile Stroh- oder Heuinfuse, oder noch besser auf Nährböden, welche aus Agar oder Gelatine unter Beimischung von Heu- oder Strohinfus etc. je nach der betreffenden Amöbenart hergestellt sind. So kann man entweder im Kondenswasser oder sogar auf den festen Nährböden Kulturen anlegen, indem mit den Amöben die Mikroorganismen, von denen sie leben, übergeimpft werden und mitgedeihen.

Hartmann empfiehlt Anlegung von Kulturen aus Stroh-, Erd- oder Lohinfusionen, oder aus dem ausgepreßten Kloakeninhalt von Eidechsen, um größere Mengen von Amöben zu erhalten. Man entnimmt aus der amöbenhaltigen Kahmhaut an der Oberfläche der Infusionen kleine Portionen, die man mit Wasser verrührt und dann auf den Agar bringt, während man den Inhalt der Eidechsenkloake oder andere Kotmassen etc. direkt aufstreichen kann.

Den Agar gießt man in flache Schalen (Petrischalen) aus, auf ihm wachsen die Amöben mit dem Bakterienrasen meist oberflächlich, so daß sie direkt mit dem Mikroskop betrachtet werden können.

Agarmischung nach Hartmann:

| | |
|---|---|
| Agar | 0,5 |
| Leitungswasser | 90,0 |
| gewöhnliche alkalische Nährbouillon | 10,0 |

Besonders günstige Resultate erzielten v. Wasielewski und Kühn mit der zuerst von Mouton angegebenen Methode der „gemischten Reinkultur“ oder „bakteriellen Amöbenkultur“. Als Nährboden dient ein relativ agarreiches Gemisch:

| | |
|---|---|
| Agar-Agar | 20,0 |
| Rindfleischbouillon | 100,0 |
| destilliertes Wasser | 900,0. |

Die Reaktion muß neutral oder schwach alkalisch sein, da die Amöben sehr empfindlich gegen Säure sind, aber noch einen Zusatz von 10-proz. n-Sodalösung vertragen. Auf Ausgüsse dieser Masse streicht man mit einer Platinöse Stückchen der Masse aus, aus der man Amöben zu kultivieren gedenkt, also z. B. von der Kahmhaut einer aus Stroh, Erde, Lohe, Heu usw. hergestellten Infusion. Damit erhält man eine Mischkultur von Bakterien, Amöben, Flagellaten, manchmal auch Ciliaten usw. Aus dieser kann man eine bakterielle Reinkultur erhalten, indem man die Amöben mehrere Generationen hindurch auf Platten überträgt, welche mit einer Reinkultur einer zur Fütterung der Amöben geeigneten Bakterienart vorgeimpft sind. Dabei verfährt man folgendermaßen: Man impft Agarplatten in Petrischalen mit den betreffenden Bakterien (z. B. Bacterium coli, Bakterien der Fluorescensgruppe usw.), indem man von einem Hof von ca. 1 cm Durchmesser aus, der im Mittelpunkt der Platte stehen bleibt, die Bakterien mit der Platinöse in 6—8 radiären Strichen aufträgt. In den Hof bringt man, nachdem die Bakterien angewachsen sind, aus einer Mischkultur amöbenhaltiges Material.

Die Amöben breiten sich im Hof aus und erreichen, wohl durch chemische Reize angezogen, bald die Bakterienstreifen. Dort vermehren sie sich bei der reichlichen Nahrung sehr rasch und wandern den Bakterienrasen entlang gegen den Plattenrand; dabei lassen sie Verunreinigungen und vor allem fremde Bakterienarten hinter sich zurück. Sie wandern dabei auch in die zunächst bakterienfreien Zwischenstreifen hinein und bilden entweder aufgelockerte Schwärme oder dichte Scharen, in denen eine Amöbe fast an die andere stößt, wie die Zellen eines Plattenepithels. Nie kommt es aber zu Verschmelzungen der Individuen (Fig. 323 und 324).

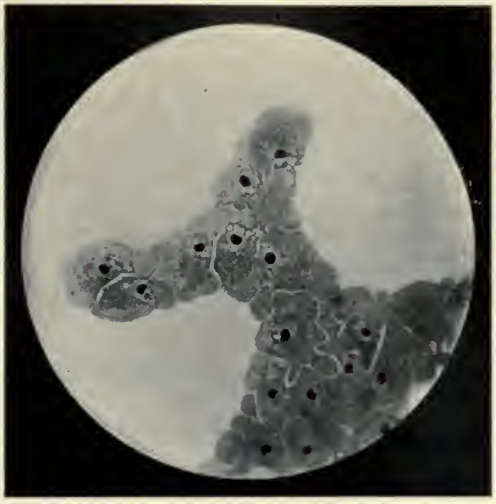


Fig. 323. Kultur des Amöbenstadiums von Vahlkampfia bistadialis Puschk. auf Agarplatte. Rand der Kultur. Photographie nach gefärbtem Präparat. Vergr. 375. (Nach v. Wasielewski und Kühn.)

In diesen Ausbreitungen sind die Amöben meist nur mehr mit den Bakterien des Nährbodens behaftet, und indem man sie auf neue Platten weiterimpft, gelingt es leicht, die „geimpften Reinkulturen“ zu erzielen.

Um mit Sicherheit auszuschließen, daß man mehrere Amöbenarten nebeneinander auf der Agarplatte züchtet, verwendet man als Aussaatmaterial am besten Cysten. Encystierung stellt sich in den Amöbenkulturen meist bald ein und breitet sich von der Mitte gegen die Peripherie aus, so daß z. B. bei Kulturen von Vahlkampfia bistadialis nach 8 bis 10 Tagen sich oft nur noch Cysten auf der Platte finden.

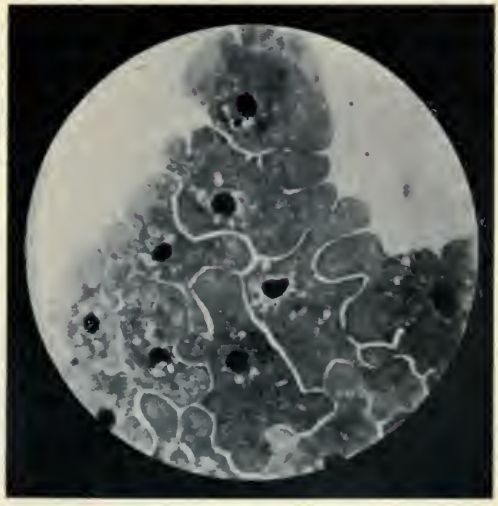


Fig. 324. Kultur des Amöbenstadiums von Vahlkampfia bistadialis Puschk. auf Agarplatte. Rand der Kultur. Photographie nach gefärbtem Präparat. Vergr. 750. (Nach v. Wasielewski und Kühn.)

Eine einzelne der stark lichtbrechenden Cysten läßt sich verhältnismäßig leicht isolieren und in den Hof einer neuen Platte bringen, wo sie der Ausgangspunkt einer idealen Amöbenbakterienkultur wird.

v. Wasielewski und Kühn raten, von einer solchen reinen Kultur sich in einem Agarröhrchen mit schief erstarrter Schicht eine Reserve unter Verschluß mit paraffinierter Watte anzulegen, da die Kulturen in den Petrischalen bei Materialentnahme und Untersuchung leicht verunreinigt werden. So hat man jederzeit sauberes Ausgangsmaterial.

Tjujitani hat Protozoen aus verschiedenen Gruppen, auch Amöben, in sterilen Kulturen reingezüchtet, indem er sie mit abgetöteten Bakterien ernährte.

In ähnlicher Weise könnte man vielleicht zu einer absoluten Reinkultur gelangen, indem man Protozoen mit einer geeigneten Mischung von Nährstoffen fütterte, welche in sehr feiner Form gefällt wären, so daß auch Arten, welche gewöhnt sind, geformte Nahrung aufzunehmen, dazu gebracht werden könnten, bei künstlicher steriler Fütterung zu leben.

## II. Flagellatenkulturen.

### A. Kulturen von holophytischen Formen.

Holophytische Flagellaten können leicht in Nährlösungen gezüchtet werden, welche den für Algen gebräuchlichen entsprechen. Doch handelt es sich dabei in der Regel nicht um Reinkulturen.

Immerhin ist es schon gelungen, einige Formen in fast vollkommen reinen Kulturen zu züchten. Dies gilt insbesondere für Arten der Gattung Euglena; neuerdings hat Küster auch eine Peridinee in ähnlicher Weise gezüchtet. Die Euglenen beanspruchen außer anorganischen Nährsalzen das Vorhandensein von organischen Substanzen in der Nährlösung, um gut zu gedeihen. Wenn man Flagellaten auf Nährböden züchtet, denen man durch Zusatz von Gelatine, Agar etc. eine feste Konsistenz verliehen hat, so gehen die Individuen in Ruhezustände über und vermehren sich auch, ohne wieder zur freien Beweglichkeit überzugehen.

Es sind bisher noch nicht sehr viele Erfahrungen auf diesem Gebiet gesammelt worden, daher möge die Zusammenstellung weniger Rezepte von Nährlösungen genügen.

1. Für Algen gebräuchliche anorganische Nährlösungen.

a) Die gewöhnliche Knopsche Nährlösung:

auf 1000 g Wasser
0,25 g Magnesiumsulfat
1,00 g Calciumnitrat
0,25 g saures phosphorsaures Kalium
0,12 g Chlorkalium
und eine Spur Eisenchlorid.

b) Nährlösung nach Molisch:

auf 1000 g Wasser
0,2 g Kaliumnitrat
0,2 g Dikaliumphosphat ($K_2HPO_4$)
0,2 g Magnesiumsulfat
0,2 g Calciumsulfat.

c) Besonders für Bewohner von Torf- und Moorwässern ist kalkfreie Nährlösung empfehlenswert, z. B. Oehlmanns Rezept:

auf 990 g Wasser
2 g Magnesiumsulfat
4 g Mononatriumphosphat
4 g Kalisalpeter

wodurch 1000 g einer 1-proz. Lösung entstehen, welche zum Gebrauch auf 0,1 oder 0,2 Proz. verdünnt werden muß.

2. Euglenen, welche auch in anorganischen Nährlösungen gedeihen, vermehren sich besser in folgenden, auch für manche anderen Formen empfehlenswerten Nährmedien (nach Zumstein):

0,5 Pepton
0,5 Traubenzucker
0,2 Zitronensäure
0,02 $MgSO_4 + 7\,H_2O$
0,05 $KH_2PO_4$
100 Wasser

oder: 1,00 Pepton
0,4 Traubenzucker
0,4 Zitronensäure
0,02 $MgSO_4 + 7\,H_2O$
0,05 $KH_2PO_4$
0,05 $NH_4NO_3$
98 Wasser.

Die Zitronensäure dient als Desinfektionsmittel zur Unterdrückung des Bakterienwachstums und kann sogar in Konzentrationen bis zu 1—2 Proz. zugesetzt werden.

Ternetz züchtete Euglena gracilis mit gutem Erfolg in folgender Nährlösung:

0,2 g $(NH_4)SO_4$
0,2 g $KH_2PO_4$
0,1 g $MgSO_4$
Spuren von $FeSO_4$
200,00 g Aqua destillata.

Zusatz von Agar zu den verschiedenen Nährlösungen hat sich für manche Zwecke als vorteilhaft erwiesen. Auch direkt auf Agar oder Gelatine lassen sich Euglenen züchten; es wird dabei Zusatz von Erbsen- oder Maisabkochung, von 0,1-proz. Asparagin, von 0,1-proz. apfelsauren Ammon usw. empfohlen. Palmellastadien von Euglenen können längere Zeit auf Torfstücken, Lehm- oder Gipsklötzen, die mit geeigneter Nährlösung durchtränkt sind, gezüchtet werden.

Näheres über Nährlösungen, welche für Algen, Pilze etc. erprobt sind, mit gewissen Modifikationen aber auch für Protozoen angewandt werden können, findet sich bei E. Küster, Kultur der Mikroorganismen, 2. Aufl., Leipzig.

## B. Kulturen von Blutparasiten.

Nachdem es zunächst gelungen war, Trypanosomen im Blut ihres Wirts, welchem man Zitronensäure resp. zitronensaures Natron zur Desinfektion zugesetzt hatte, längere Zeit am Leben zu erhalten, haben Novy und Mc Neal auch Methoden angegeben, um Trypanosomen auf künstlichen Nährböden zu züchten. Darüber findet sich Näheres im Speziellen Teil.

Trypanosoma Lewisi ist leichter zu züchten als pathogene Trypanosomen, doch gelang es, auch eine Anzahl der letzteren in künstlichen Nährlösungen zu züchten.

Da das Vorhandensein von Hämoglobin sich als entscheidend für das Gelingen der Kulturen herausstellte, so verwendet man stets Tierblut zur Anfertigung des Nährbodens, und zwar hat sich Kaninchenblut am besten bewährt, welches im Verhältnis 1 : 1, oder 2 : 1 mit Agar vermischt wird (für Tr. Lewisi). Für Trypanosoma Brucei haben Mc Neal und Novy am meisten folgende Zusammensetzung des Nährmediums empfohlen:

| | | |
|---|---|---|
| Extrakt von 125 g Rindfleisch in | 1000 g | Wasser |
| Agar | 20 g | (nach Nocht und Mayer besser 25 g) |
| Pepton | 20 g | |
| Kochsalz | 5 g | |
| Normal $Na_2CO_3$ | 10 ccm. | |

Je ein Teil dieser Mischung wird bei einer Temperatur von 50—60° C mit der doppelten Menge defibrinierten Kaninchenbluts gemischt. Nach Mathis gedeihen die Kulturen sehr gut auch bei Verwendung anderer Blutarten, wenn man die Mischung vorher durch Erhitzung sterilisiert, was auch andere Vorteile bietet.

Diese Nährböden werden steril in Reagenzgläser gebracht, welche am geeignetsten 24 Stunden bei 37° C gehalten werden, wobei sich reichlich Kondenswasser bildet; außerdem werden während dieser Zeit diejenigen Röhrchen kenntlich, welche nicht ganz steril waren.

Das Blut zur Anlegung der Kultur wird dem infizierten Tier (nach vorheriger Chloroformierung) aus dem Herzen oder einem Gefäße mit steriler Lührscher, resp. Pravazscher Spritze entnommen und dann mit etwas physiologischer Kochsalzlösung vermischt. Man impft dann von dem Blut einige (meist 3) Oesen (sterile Platindrahtöse) oder Tropfen aus steriler Pipette in je 1 Agarröhrchen.

Die Kulturen gedeihen am besten bei Zimmertemperatur (resp. 18—25° C), bei 37° C ist die Entwicklung energischer, doch halten sie sich dann viel kürzer, wohl infolge der Zersetzung des Hämoglobins. Während z. B. Trypanosoma Lewisi bei Zimmertemperatur sich über ein Jahr züchten läßt, gehen die Kulturen bei 37° nach 3 Wochen ein.

In den Kulturen wachsen die Trypanosomen am besten in Kondenswasser, aber auch im Agar, und zwar in Form von Rosetten- resp. kugelförmigen Kulturen von oft Tausenden von Individuen, über welche sich Näheres im Speziellen Teil findet.

## III. Die Kultur von Zellparasiten.

Theoretisch ist wohl die Reinkultur aller durch osmotische Aufnahme gelöster Substanzen sich ernährender Organismen für möglich zu erklären. Für viele Formen fehlen uns allerdings bisher die speziellen Kenntnisse des Stoffwechsels. Auch gibt es noch keine systematischen Versuche auf diesem Gebiet. Vielversprechende Ansätze haben bisher geliefert die Versuche zur

### Kultur des Malariaparasiten.

Bass war der erste, dem es 1911 gelang, Malariaparasiten in ihren agamen Zuständen im Reagenzglas zu züchten. Zu diesem Zweck wurden einem Kranken mit zahlreichen agamen Stadien im peripheren Blut einige Kubikzentimeter Blut vollkommen steril entnommen. In dem Reagenzglas befindet sich nach Bass $^1/_{10}$ ccm einer 50-proz. sterilen Lösung von Mercks Dextrose auf 10 ccm Blut. Andere Untersucher fanden eine Steigerung der Dextrosemenge nützlich ($^1/_{10}$ ccm Dextrose auf 8 ccm Blut).

Mit Hilfe eines durch den Wattebausch gesteckten Glasfadens wird das Blut defibriniert; dann wird es auf andere sterile Reagenzgläser in dünner Schicht verteilt und bei 38—41° C gehalten, dabei ergab sich normale Schizogonie, und es gelang somit, die Parasiten der drei Malariaarten eine Generation lang zu züchten. Aehnliche Resultate erzielten Jons, Ziemann, Thomson und Mc Lellan u. a.

Perekropoff gibt an, daß es ihm sogar gelungen ist, die Malariaparasiten in vitro 132 Stunden (5 $^1/_2$ Tag) zu züchten, wobei er Schizogonie der Agameten, Gametenbildung, Schizogonie der Makrogameten, Reifung der Gameten, Befruchtung, Ookinetenbildung und Sporogonie in der Kultur beobachtet zu haben glaubt. Seine jedenfalls sehr interessanten Angaben sind im Speziellen Teil bei Besprechung der Hämosporidien erörtert. Hier sei noch auf seine Kulturvorschriften hingewiesen. Er wandte mehr Dextroselösung an als Bass, nämlich 0,4 Dextroselösung auf 10 ccm Blut des Malariakranken. Das Serum wurde inaktiviert, indem es zuerst $^1/_2$ Stunde auf 41° C, dann eine weitere $^1/_2$ Stunde auf 42° C erwärmt wurde. Zu Ueberimpfungen wurde Blutserum verwandt, in welchem „das Komplement bei 55 bis 56° C zersetzt worden war". Die Ueberimpfungen fanden 5—6 Stunden nach der normalen Schizogonie der Parasiten statt. Die zur Aussaat verwandte Nährflüssigkeit in den Kulturröhrchen bestand aus 0,04 ccm einer 50-proz. Dextrose- oder Maltoselösung mit Zusatz von 0,2—0,4 ccm Blutserum oder Lockescher Flüssigkeit. In den Kulturen waren $^3/_5$ frische Erythrocyten auf $^2/_5$ in der Impfflüssigkeit enthaltene malariainfizierte. Der Verfasser warnt vor Zentrifugieren des infizierten Bluts, da die Parasiten dadurch verletzt würden. Ueberimpfungen wurden nach 24 Stunden, während der Schizogonie, oder mit besserem Erfolg, nach 30 Stunden, nachdem die meisten Merozoiten in rote Blutkörperchen eingedrungen waren, vorgenommen.

## IV. Technik der Untersuchung von Protozoen auf dem Objektträger.

In den nachfolgenden Zeilen sind die geeignetsten Methoden zur Untersuchung von Protozoen verzeichnet. Sie sollen nur ermöglichen: 1) die Tiere im Leben zu studieren, 2) im gegebenen Falle ein Schnellpräparat zur Diagnose herzustellen, und 3) ein gutes Dauerpräparat zum Studium oder zur Demonstration zu verfertigen. Für die Untersuchung spezieller Fragen sind ganz besondere Methoden notwendig, deren Darstellung nicht dem Zwecke dieses Buches entsprechen würde. Darstellungen der Methodik der Protozoenuntersuchung finden sich in den speziell technischen Fragen gewidmeten, S. 383 zitierten Leitfäden von Prowazek und von Hartmann und Kisskalt.

## 1. Untersuchung der lebenden Protozoen.

Die meisten Protozoen sind ohne Schwierigkeit lebend unter das Mikroskop zu bringen. Am ratsamsten ist es, die Tiere in der Flüssigkeit, in welcher man sie findet, auf den Objektträger zu übertragen, also z. B. Süßwasserprotozoen in Süßwasser, Meeresbewohner in Meereswasser, Darmamöben im Darmschleim, Blutparasiten im Blut etc. Ist jedoch in den letzteren Fällen (z. B. bei Parasiten aus inneren Organen von Tieren) nicht genügend solche Flüssigkeit vorhanden, so kann man die Protozoen in einen Tropfen physiologischer Kochsalzlösung (destilliertes Wasser 100, Kochsalz 0,75) bringen, welche die meisten Parasiten ohne Schaden eine Zeitlang ertragen. Bei einer Zimmertemperatur von 18—20° C bleiben freilebende Protozoen und Parasiten aus Kaltblütern meist ziemlich lange am Leben, wenn man das Eintrocknen auf dem Objektträger verhütet; dies kann man erzielen, indem man das Deckglas ringsum mit Wachs oder Vaseline abschließt. Parasiten aus Tieren mit höherer Körpertemperatur untersucht man auf dem heizbaren Objekttisch oder mit Hilfe der sogenannten Nuttalschen Kammer, einer Umhüllung, welche gestattet, das ganze Mikroskop in konstante Temperatur zu bringen. Es empfiehlt sich, das Deckgläschen vor dem Auflegen an den vier Ecken mit kleinen Wachsfüßchen [1]) zu unterstützen, man vermeidet dadurch ein Zerdrücken der Protozoen und hat zudem die Möglichkeit, die Tiere durch Abschmelzen der Wachsfüßchen (indem man die letzteren mit einem heißen Draht berührt), festzulegen und zu pressen. Die Methode kann von Vorteil sein, wenn man Kern und kontraktile Vakuole am lebenden Tier aufsuchen will, da diese Bildungen nicht selten am gepreßten Tier klar hervortreten. Will man aber diese Methode nicht anwenden, so muß man jedenfalls eine dünne Borste oder ein Haar zwischen Objektträger und Deckglas legen. Viel falsche Diagnosen beim Vorkommen parasitischer Protozoen sind dadurch verursacht, daß die Parasiten durch den Druck des Deckglases zerdrückt werden und, da zerdrückte Protozoen sehr schnell zerfließen, der Beobachtung entgehen. Um die Bewegungen der Protozoen zu studieren, ist es von Vorteil, diese zu verlangsamen, ohne das Tier zu pressen. Zu diesem Zwecke setzt man der Flüssigkeit, in welcher man das Tier untersuchen will, etwas Kirschgummi, Traganthgummi, Quittensamenschleim oder auch Semen Psyllii oder Alga Caragaheen zu. Um besondere Phänomene zu beobachten, fügt man auch zur Kulturflüssigkeit Tusche, Anilinschwarz etc., so daß die Protozoenkörper sich hell auf dunklem Grund abheben.

Man untersucht lebende Protozoen am besten bei nicht zu grellem Tageslicht, indem man den Kondensor des Mikroskops ausschaltet und relativ enge Blenden anwendet; so erhält man ein gutes Strukturbild, bei welchem man besonders die in der Lichtbrechung sich schwach unterscheidenden feinen Strukturen gut studieren kann, z. B. Geißeln, Cilien, undulierende Membranen etc. Es empfiehlt sich, solche Untersuchungen mit achromatischen Systemen zu machen. Für Unter-

1) Die Wachsfüßchen stellt man entweder mit kleinen Wachskerzchen (Zündfäden) her, welche man durch die Flamme zieht, ehe man mit ihrem Docht einen Tropfen auf die Ecke des Deckgläschens bringt, oder mit Knetwachs, welches man durch Kneten weich macht, worauf man kleine Klümpchen mit den Ecken des Deckgläschens selbst aufnimmt.

suchungen lebender Protozoen hat sich neuerdings auch die Dunkelfeldbeleuchtung sehr bewährt, bei welcher man allerhand Strukturen, besonders Geißeln, ausgezeichnet beobachten kann, da sie sich selbstleuchtend auf dunklem Grund abheben. Dazu sind künstliche Beleuchtung und besondere Einrichtungen am Mikroskop notwendig, welche durch die großen optischen Firmen hergestellt werden.

Viele Strukturen, welche man beim lebenden Tier gar nicht oder schwer erkennen kann, macht man durch Fixierung und Färbung des Tieres sichtbar. Doch kann man auch Färbung des lebenden Tieres, sog. „Vitalfärbung", erzielen. Für Färbung von Granulationen des Plasmas haben sich Methylenblau, Bismarckbraun, Brillantkresylblau, für Vakuoleninhalt Bismarckbraun, Neutralrot, Neutralviolett, verdünnte Hämatoxylinlösung, für vitale Kernfärbung vor allem Neutralrot, ferner auch Neutralviolett, Auramin etc. bewährt. Man wendet diese Farbstoffe in äußerst schwachen Lösungen an (1:3000, 1:10000). Es lassen sich durch diese Farbstoffe die Teile des Protozoenkörpers sehr schön färben, ohne daß das Tier in seinen Lebensfunktionen erkennbar geschädigt würde. Bewegung, Ernährung, Fortpflanzung gehen bei den gefärbten Tieren ungestört vor sich und können zum Teil sehr gut studiert werden.

Durch Abtötung mit verschiedenen Substanzen und Färbung kann man manche Strukturen sehr klar machen. Man wendet für verschiedene Arten von Protozoen, für verschiedene Strukturen und Bestandteile des Körpers verschiedene Methoden an. Von diesen Methoden werden hier nur die gebräuchlichsten behandelt; manche speziellen Methoden werden später im Speziellen Teil zur Darstellung gelangen, im übrigen sei auf Prowazeks Taschenbuch der Technik verwiesen.

Allen den Färbungsmethoden ist gemeinsam, daß das Farbenbild gegenüber dem Strukturbild vorgezogen wird. Man wendet daher mit Vorteil den Kondensor, helle Lichtquellen, relativ weitere Blenden und hier mit dem größten Nutzen die apochromatischen Linsen an.

Vielfach werden besondere künstliche Beleuchtungsarten herangezogen. Eine Petroleum- oder Gaslampe, deren Licht man zweckmäßig durch eine mit blauer ammoniakalischer Kupfersulfatlösung gefüllte Glaskugel (Schusterkugel) konzentriert, bietet schon eine gute Beleuchtung. In manchen Fällen wendet man Auerlicht, Zirkonlicht oder starke elektrische Lichtquellen, vor allem Nernstbrenner und kleine Bogenlampen an.

## 2. Untersuchung der abgetöteten Protozoen.

Da die Körpersubstanzen der Protozoen zum Teil leicht quellen resp. schrumpfen, so muß man bei ihrer Konservierung sehr sorgfältig verfahren. Man muß rasch tötende und womöglich gleichzeitig gerinnungsfördernde, härtende Mittel einwirken lassen. Und später muß man je eine der genau wie bei der histologischen Technik in bestimmter Reihenfolge anzuwendenden Flüssigkeiten sehr sorgfältig durch die andere verdrängen, um Schrumpfungen zu vermeiden. Vor allem gilt dies von der Ueberführung aus wässerigen Lösungen in Alkohol, von diesem in Nelkenöl, Xylol, Chloroform, Kanadabalsam etc. Man vermeidet das Schrumpfen, indem man je nach der Zartheit des

Objekts eine mehr oder minder große Zahl von Mischungsstufen einschaltet, also z. B. das Objekt nicht direkt von Wasser in absoluten Alkohol, sondern zuerst in 20-proz., dann in 50-proz., dann in 70-proz., dann in 90-proz. und schließlich erst in absoluten Alkohol bringt. Bei vielen Objekten genügen als Stufen 50-proz., 90-proz., absoluter Alkohol.

So wenig wie lebende dürfen abgetötete Protozoen der Austrocknung ausgesetzt werden; die Präparate müssen stets feucht bleiben, da sonst sehr entstellende Veränderungen eintreten.

#### a) Einzelmethode.

Hat man nur wenige Individuen von Protozoen zur Verfügung, so muß man die Fixierung und Färbung auf dem Objektträger vornehmen. Da kommen hauptsächlich zwei Methoden in Betracht:

1) Behandlung unter dem Deckglas,
2) Aufklebemethode.

##### 1. Behandlung unter dem Deckglas.

In der üblichen Weise unter das Deckglas zur Beobachtung gebrachte Protozoen, welche womöglich durch Abschmelzen der Wachsfüßchen etwas festgeklemmt sind, tötet man ab, indem man die Konservierungsflüssigkeit von der einen Seite mit einer Pipette unter das Deckglas treten läßt, während man zu gleicher Zeit von der anderen Seite mit Hilfe von schmal zugeschnittenen (deckglasbreiten) Streifen von Filtrierpapier die Kulturflüssigkeit absaugt. Ist das Protozoon abgetötet und fixiert, so läßt man in derselben Weise mit der Pipette zum Auswaschen, zum Härten, Färben, Differenzieren, Aufhellen etc. von der einen Seite Flüssigkeit zutreten, während man von der anderen Seite die vorausgegangene Flüssigkeit absaugt. Jedesmal muß durch wiederholtes Verfahren die eine Flüssigkeit vollkommen verdrängt werden, ehe die nächste zugesetzt wird. Sehr sorgfältig müssen mit dem absoluten Alkohol alle Spuren von Wasser verdrängt werden, da die Diffusionsströme beim Zusatz von Nelkenöl oder Xylol oft das ganze Objekt zerstören, wenn noch Spuren von Wasser in ihm enthalten sind. Auch darf beim Zusatz von Kanadabalsam, welcher am besten in Xylol gelöst verwendet wird, kein absoluter Alkohol mehr im Objekt sein.

Anwesenheit von Wasser beim Zusatz von reinem Nelkenöl oder Xylol verrät sich durch milchweißen Schimmer des Objekts. Ein solches ist oft noch zu retten, wenn man es schnell in absoluten Alkohol zurückbringt.

##### 2. Aufklebemethode.

Viele Rhizopoden und andere freilebende Protozoen sind so klebrig an der Oberfläche oder werden durch Zusatz der Konservierungsflüssigkeiten vorübergehend so klebrig, daß sie leicht am Objektträger festgeklebt werden, wenn man einen Tropfen der Konservierungsflüssigkeit von oben auf sie fallen läßt; am Deckglas kann man dasselbe erreichen, wenn man es mit der Seite nach unten, auf welche die Protozoen mit möglichst wenig Kulturflüssigkeit gebracht worden sind, auf die Oberfläche einer Konservierungsflüssigkeit fallen läßt. In vielen Fällen kann man auch Protozoen direkt an den Deck-

gläsern fangen, indem man diese auf dem Wasser oder der Kulturflüssigkeit schwimmen läßt, in der die Protozoen leben. Freilebende Formen haften an der Deckglasoberfläche, festsitzende siedeln sich auf ihr an. Man fixiert sie, indem man das Deckglas auf die Oberfläche der Konservierungsflüssigkeit — mit der besiedelten Seite nach unten — fallen läßt.

Während es unter den freilebenden Protozoen nur gewisse Formen sind, bei denen die Methode gelingt, hat man bei Parasiten mit ihr die besten Erfolge.

Da die parasitischen Protozoen meist in Flüssigkeiten vorkommen, welche gerinnungsfähiges Eiweiß enthalten, so streiche man einen Tropfen der protozoenhaltigen Flüssigkeit in möglichst dünner Schicht auf ein Deckglas oder einen Objektträger und übergieße sie sodann, am besten von einer Seite anfangend, mit einer Konservierungsflüssigkeit; es ist jedoch darauf zu achten, daß die Prozedur so

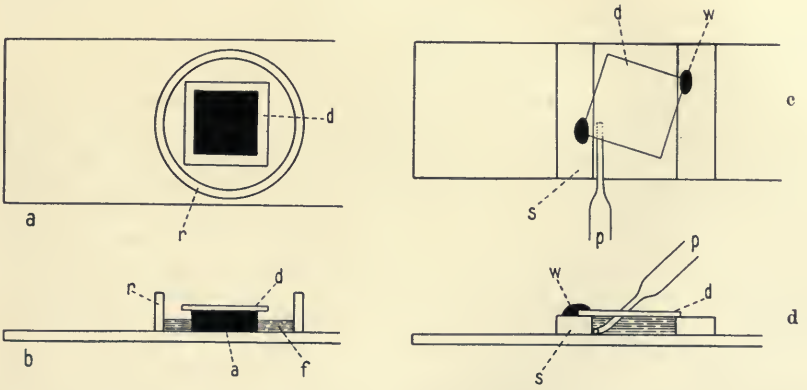



Fig. 325. Technische Hilfsmittel zur Konservierung sowie Kontrolle der Färbung und Differenzierung von Deckglaspräparaten. a und b „Schalenobjektträger", a von oben, b von der Seite. *r* Ring, *d* Deckglas, *f* Konservierungsflüssigkeit, *a* Agar mit Amöben. c und d „Brücke" zur Differenzierung der Färbung von Protozoenpräparaten. *s* Brücke, *p* Pipette, *w* Wachstropfen. (Nach v. Wasielewski und Kühn.)

schnell vor sich geht, daß durch die Verdunstung keine Veränderung an den Protozoen vorgekommen sein kann. Das Deckglas lasse man auf die Konservierungsflüssigkeit in der oben angegebenen Weise fallen. v. Wasielewski und Kühn haben eine besonders geeignete Methode angegeben, um Kulturamöben sehr sorgfältig zu konservieren. Man schneidet aus dem Agar der Kulturplatte rechteckige Stückchen heraus, bringt sie auf einen „Schalenobjektträger" (Hansenschen Objektträger) und bedeckt sie vorsichtig mit einem sauberen Deckglas (Fig. 325 a, b, *d*), ohne es anzudrücken. Nach $^1/_2$—1 Stunde, wenn die Amöben sich an die Oberfläche des Deckglases angelegt haben, tropft man in den Ring (*r*) des Schalenobjektträgers die Konservierungsflüssigkeit. Bei dieser Methode werden die Tiere in besonders natürlichen Stellungen fixiert und die erzielten Präparate zeigen, daß die Konservierungsflüssigkeit sehr rasch eindringt und gut wirkt. Als Konservierungsflüssigkeiten sind zu empfehlen:

| | Konservierungsflüssigkeit | Einwirkungsdauer | Auszuwaschen mit | Dauer des Auswaschens | Darauf zu färben in |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. | Pikrin-Essigsäure | 10 Minuten bis ½ Std. | Alkohol 70-proz. | bis zur Farblosigkeit | Boraxkarmin, Eisenhämatoxylin, Delafields Haematoxylin, ev. mit Pikrokarmin nachgefärbt |
| 2. | Sublimat, konzent. wässrige Lösung (100 ccm) + Alkoh. abs. (50 ccm) + 5 Tropfen Eisessig | 10 Minuten | Jodjodkali in Alkohol, dann Alkohol 70-proz. | je 10 Min., Uebertrag. in Wasser (allmählich) | Eisenhämatoxylin oder Grenachers resp. Delafields Hämatoxylin, Giemsas Azur-Eosin |
| 3. | Chrom-Osmium-Essigsäure | 10 Minuten | destilliertes Wasser, dann Alkohol 25 - proz., dann Alkohol 70-proz. | 10 Minuten | Gentianaviolett, Safranin, Giemsas Azur-Eosin |

Dabei werden die Präparate genau wie aufgeklebte Schnittserien behandelt. Nach der Färbung werden sie in der üblichen Weise weiter behandelt, d. h. die Farbe differenziert oder ausgewaschen, dann das Objekt nacheinander in Alkohol 70-proz., 90-proz., absolut, von da an in ½ Alkoh. abs. + ½ Xylol (oder auch Nelkenöl), dann in reines Xylol (oder auch Nelkenöl) gebracht, um schließlich in Kanadabalsam eingebettet zu werden. Auch bei diesem Verfahren unterlasse man nicht, das Deckgläschen zu unterstützen, indem man entweder seine Ecken in der Flamme abschmilzt oder eine Borste von entsprechender Dicke unterlegt.

Die heute so viel benutzte Färbung mit Eisenhämatoxylin ist mit großer Vorsicht und Kritik anzuwenden. Sie macht zwar manche Strukturen in unvergleichlicher Weise deutlich. Aber sie färbt alle möglichen Zellbestandteile in ähnlichen Farben wie verschiedene Kernbestandteile und verleitet daher zu ungerechtfertigten Homologisierungen. Aehnliches gilt für Vergoldungs- und Versilberungsmethoden, welche zum Teil ausgezeichnete Resultate liefern.

Für viele Zwecke haben sich Doppelfärbungen als sehr geeignet erwiesen. Sie gestatten zwar meistens nicht bestimmte Substanzen der Zelle und des Kerns mit Bestimmtheit in ihren chemischen Eigenschaften zu unterscheiden, lassen aber doch Schlüsse auf gewisse Verschiedenheiten in der Dichtigkeit des Aufbaues und eventuell auch auf die chemische Verschiedenheit zu. Es empfiehlt sich vor allem Doppelfärbung mit Delafields Hämatoxylin und Eosin oder Pikrokarmin, Nachfärbung nach der Eisenhämatoxylinfärbung mit Neutralrot oder mit Lichtgrün, auch nach gut differenzierter Färbung mit Boraxkarmin oder Safranin ist Lichtgrün empfehlenswert.

Eine ausgezeichnete Doppelfärbung gibt das unter dem Namen „Giemsalösung“ in den Handel gebrachte Azur-Eosin. Zur exakten Untersuchung von Protozoen sollte sie nur im feuchten Präparat verwendet werden, da nur dann naturgetreue Bilder erzielt werden. Die unten erwähnten rohen Trockenmethoden sollten zur wissenschaftlichen Erforschung des Baues von Protozoen nur mit größter Vor-

sicht und Kritik angewandt werden. Bei sorgfältiger Anwendung ergibt die Giemsafärbung infolge der Durchsichtigkeit der roten, blauen und purpurnen Farbtöne zum Studium feiner Zellstrukturen außerordentlich geeignete Präparate.

Die Feuchtbehandlung der Präparate erfolgt für Giemsafärbung auf folgende Weise: Präparate werden aus 70-proz. Alkohol durch 50- und 35-proz. Alkohol in destilliertes Wasser gebracht, darauf in Giemsalösung, welche durch Zusatz von Tropfen der bei Grübler-Leipzig käuflichen Giemsalösung zu destilliertem Wasser hergestellt wird (1 Tropfen Giemsalösung auf 1 ccm Wasser). In dieser verdünnten Lösung bleiben die Präparate $^1/_2$ bis mehrere Stunden. Die Ueberführung in Xylol erfolgt durch Aceton (Stufen: 1. reines Aceton, in welchem die Differenzierung vor sich geht, 2. $^2/_3$ Aceton + $^1/_3$ Xylol, 3. $^2/_3$ Xylol + $^1/_3$ Aceton, 4. reines Xylol). Darauf erfolgt die Einbettung in etwas eingedicktes Cedernholzöl, da in Kanadabalsam die Giemsafärbung oft sehr bald ausbleicht, während sie sich in Zedernholzöl sehr gut hält.

Sehr wichtig für die Erzielung guter Präparate ist eine sehr sorgfältige, unter dem Mikroskop kontrollierte Differenzierung der Färbung; das gilt sowohl für Karmin- und Hämatoxylinfärbungen, wie für Eisenhämatoxylin, Giemsa- und andere Anilinfarben. Wenn man verdünnte, schwache Differenzierungsmittel anwendet, kann man sehr genau kontrollieren und die Differenzierung im gegebenen Moment abbrechen, z. B. wenn gerade Chromosomen oder Centrosomen deutlich sichtbar werden. Man macht sich dadurch von Zufallsresultaten unabhängig.

Ein vorzügliches Hilfsmittel zum Differenzieren unter dem Mikroskop ist die „Färbebrücke", welche auch zum progressiven Färben gute Dienste tut. Sie besteht aus einem Objektträger, auf welchem zwei prismatische Glasbälkchen angeschmolzen sind (Fig. 325). Ueber letztere legt man das Deckgläschen, die Schicht mit den konservierten Protozoen natürlich nach unten gekehrt. Um die Schicht möglichst zu schonen und zu übersehen, legt man das Deckgläschen diagonal über die Brücke (Fig. 325 c). Dann fügt man mit der Pipette Farbstoff oder Differenzierungsmittel unter das Deckglas, so daß der ganze Zwischenraum angefüllt wird. Die Kontrolle kann dann mit dem Mikroskop bei starken Vergrößerungen, ja selbst mit Oelimmersion stattfinden. Im letzteren Fall klebt man das Deckglas an den zwei Ecken auf der Brücke mit einem Tröpfchen Wachs fest.

Anwendung solcher vorsichtiger Methoden wird die Protozoenforschung vor vielen Fehlern bewahren, wie sie in den letzten Jahren rohe Methodik, vor allem bei mit ihr verbundenem Mangel an Kritik, verschuldet hat. Ein vorsichtiger Protozoenforscher wird sich niemals mit der Anwendung einer Methode begnügen, sondern wird vor allem am Leben beobachten, verschiedene Fixierungs- und Färbungsmethoden nebeneinander anwenden und womöglich weitere Hilfsmittel heranziehen, um die Resultate nach allen Richtungen zu kontrollieren.

Um gewisse Strukturen und Inhaltskörper von Protozoen zu studieren, mag es sich bisweilen empfehlen, dieselben in Glyzerin zu untersuchen. Zu diesem Zwecke bringe man die Objekte ebenfalls niemals vom Wasser oder Alkohol (nach der Konservierung und Auswaschung) direkt in konzentriertes Glyzerin, sondern erst in eine Verdünnung von solchem mit Wasser resp. Alkohol und lasse die

Mischung sich durch Verdunstung allmählich konzentrieren. Die unter dem Deckglase entstehenden Lücken fülle man dann (nach einigen Tagen) mit konzentriertem Glyzerin aus.

Für Blutparasiten haben sich Methoden eingebürgert, welche gute Erfolge gezeitigt haben, obwohl sie ziemlich roh sind. Man fertigt sogenannte Ausstrichpräparate von Spirochäten, Trypanosomen, Plasmodien, Babesien etc. und behandelt sie trocken nach den in der Bakteriologie üblichen Methoden. Es werden die Objekte, resp. das sie enthaltende Blut oder die Kulturflüssigkeit in möglichst dünner Schicht auf Blutdeckgläschen oder Objektträger ausgestrichen, lufttrocken gemacht, in 95-proz. oder absolutem Alkohol (15—30 Minuten) gehärtet, dann wieder getrocknet und mit Giemsas, Romanowskys, May-Grünwalds oder ähnlichen Farbstoffen gefärbt. Nähere Angaben finden sich im Speziellen Teil in dem Abschnitt über Blutparasiten.

So gute Bilder diese Methode auch gibt, wir sind dennoch nicht berechtigt, die mit ihr erhaltenen Resultate ohne weiteres mit den nach den oben erwähnten erprobten Methoden erzielten zu vergleichen.

### b) Massenmethode.

Um in Mengen Material zu konservieren, wendet man die nämlichen Flüssigkeiten an, jedoch indem man protozoenhaltige Flüssigkeit in einem Röhrchen auffängt, auf 1 Teil derselben 2 Teile der Konservierungsflüssigkeit fügt, schüttelt, dann zentrifugiert, oben abgießt und so mit allen aufeinanderfolgenden Flüssigkeiten verfährt. Die Einwirkungsdauer ist dieselbe. Statt Xylol ist es jedoch dann empfehlenswert, Nelkenöl zu verwenden.

Hat man keine Zentrifuge zur Verfügung, so wendet man das Senkverfahren an. Man läßt in dem Reagenzröhrchen die Objekte sich durch ihr eigenes Gewicht zu Boden senken, was mitunter mehrere Stunden dauert; dann schüttet man sorgfältig die jeweilige Flüssigkeit ab, indem man an einem Glasstab dekantiert, und gießt das nächste Reagens auf. Man wende gewöhnliche, nicht zu niedrige Reagenzröhrchen an und fülle jedesmal bis etwa $^2/_3$ der Höhe. — Beim Uebergang aus dem absoluten Alkohol in das reine Nelkenöl modifiziert man das Verfahren folgendermaßen: Man gießt von dem in absolutem Alkohol entwässerten Material den Alkohol ab, bis nur $^1/_4$ übrig ist, schüttelt das Glas und gießt dann Alkohol samt Inhalt in ein zweites Glas, welches man folgendermaßen vorbereitet hat; man hat es zu $^1/_4$ mit reinem Nelkenöl gefüllt, ein weiteres $^1/_4$ mit einer Mischung von $^1/_2$ Nelkenöl und $^1/_2$ absolutem Alkohol; verfährt man vorsichtig, so bleiben die Flüssigkeiten, ohne sich zu mischen, tagelang übereinander stehen, und die Protozoen senken sich aus einer in die andere so langsam, daß sie keinerlei Schrumpfung erfahren.

Handelt es sich um sehr zarte Organismen, so kann man durch Vermehrung der Mischungsstufen [also z. B. a) Nelkenöl, b) $^3/_4$ Nelk. + $^1/_4$ Alk. abs., c) $^1/_2$ N. + $^1/_2$ A. a., d) $^1/_4$ N. + $^3/_4$ A. a., e) Alk. abs.] den Uebergang beim Senkverfahren noch allmählicher und schonender gestalten.

Ist eine Flüssigkeit, welche parasitische Protozoen enthält, sehr reich an gerinnungsfähigen Substanzen, so bilden sich beim Kon-

servieren oft größere Brocken von Gerinnsel. Dieselben enthalten meist zahlreiche Protozoen, und man kann sie genau wie Gewebestücke behandeln: in Paraffin einbetten und dann in Schnittserien zerlegen. Auf diese Weise erhält man meist vorzügliche Präparate.

Ueberhaupt ist es oft empfehlenswert, große Mengen von Protozoen, welche man zusammenzentrifugiert hat, oder Gewebestücke eines Wirtsorganismus mit zahlreichen Parasiten einzubetten und nach den üblichen histologischen Methoden zu behandeln.

---

Um denjenigen, welche ohne die Hilfe eines vollkommen eingerichteten Laboratoriums oder auf Forschungsreisen Protozoen zu studieren wünschen, ein Hilfsmittel an die Hand zu geben, habe ich einen Protozoen-Forschungskasten zusammenstellen lassen und

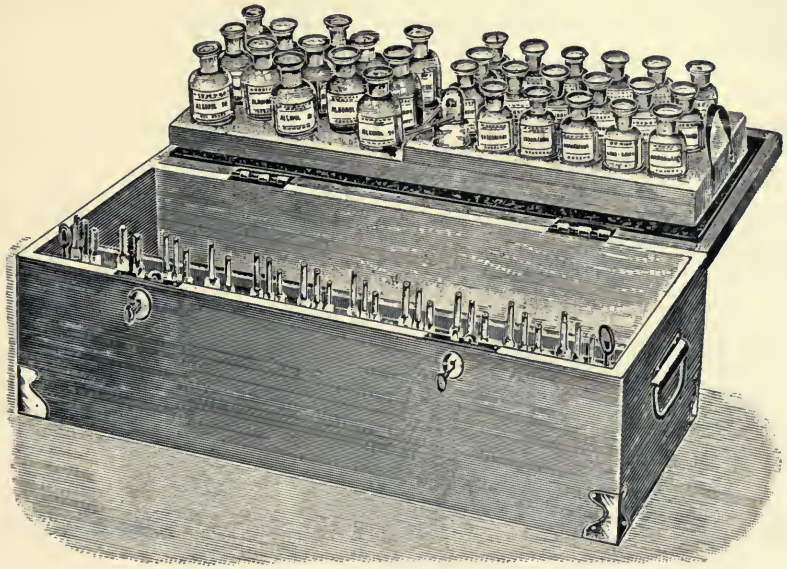


Fig. 326. Transportable Ausrüstung für Protozoenforschung, zusammengestellt von F. Doflein.

auf einer Tropenreise für Untersuchung von Protozoen und anderen zoologischen Objekten schon erprobt. Er wird von Dr. Schwalm in München angefertigt und in den Handel gebracht.

Es ist dies ein rechteckiger Kasten von unten angegebenem Maß und Gewicht, welcher in einem unteren Fach zahlreiche Utensilien, daneben einen Pipettensatz enthält; ein fest einzufügender Einsatz enthält in 32 Flaschen die wichtigsten zur Protozoenuntersuchung angewandten Reagentien. Der Einsatz kann herausgenommen und auf den festen Deckel des Kastens gestellt werden. Mit dem Mikroskop auf einen Tisch gestellt, bietet er sogleich ein zwar einfaches, aber für die wichtigsten Untersuchungen genügendes protozoologisches Laboratorium dar.

Ich füge hier noch die näheren Angaben über die Zusammensetzung der Ausrüstung bei:

### I. Präparierzeug in einem Instrumentenkästchen:

1 Büchschen Nadeln
2 Nadelhalter
2 Präpariernadeln, spitz und lanzettförmig
2 Pincetten, grob u. fein
3 Skalpelle, groß, mittel, fein
1 Doppelspatel
1 Zange n. Cornet f. Deckgläser
1 „ n. Debrand f. Objektträger
100 große Nadeln m. Glasköpfchen
50 feine Insektennadeln
1 Pinsel.

### II. Glasgeräte.

1 Bürette
2 Bechergläser
10 kleine Präpariergläser
1 Trichter
3 Glasstäbe
1 Satz Uhrgläser, gewöhnliche
4 Paar „ aufeinandergeschliffen
100 Glasröhren
1 Thermometer
1 Spirituslampe
100 Deckgläser 18 □
je 50 „ 20, 22, 21×26 mm
100 Objektträger 76×26
Gläsersatz für Objektträgerbehandlung (Schnittfärbung etc.).

### III. Metallgeräte.

1 Wage
1 Gewichtssatz.

### IV. Papiere.

550 Stück Etiketten mit Wachspapierzwischenlage
15 Bogen Filtrierpapier
je 2 Büchelchen Lackmuspapier, rot und blau in Glasröhre.

### V. Material zum Reinigen und Montieren der Apparate.

1 Drahtzange
1 Schraubenzieher
1 Glasfeile
1 Korkfeile
1 Korkbohrer
Korke (1 Satz)
Gummischlauch (ein Satz)
2 Schlauchklemmen
2 Leinenlappen
1 Lederlappen
1 Schachtel Vaseline.

### VI. Reagentien.

Flaschen zu 50,0 ccm Inhalt mit eingeschliffenem Glasstopfen und eingeschliffener Pipette.

1. Ammoniak
2. Azur-Eosin
3. Borax-Karmin
4. Karbolfuchsin
5. Eisenalaun
6. Kanadabalsam
7. Eisessig
8. Giemsalösung
9. Hämatoxylin (Delafield)
10. Glyzerin } Mischung 1:1
    Alkohol 70-proz. }
11. Glyzerin } Mischung 1:1
    Wasser }
12. Hämatoxylin Heidenhain
13. Jodlösung alkoh.
14. Methylenblau-Löffler
15. Natronlauge 33⅓-proz.
16. Safranin nach Babes
17. Salpetersäure
18. Salzsäure
19. Schwefelsäure

Flaschen zu 100,0 ccm Inhalt mit eingeschliffenem Glasstopfen und eingeschliffener Pipette.

1. Alkohol 50-proz.
2. „ 70 „
3. „ 90 „
4. „ 96 „
5. Alkohol absolut
6. Destilliertes Wasser
7. Flemmingsche Lösung, stark
8. Glyzerin

9. Nelkenöl
10. Alkohol / Nelkenöl } Mischung 1 : 1
11. Pikrinessigsäure
12. Salzsäure (3-proz.)-Alkohol
13. Sublimatlösung (nach Schaudinn).

| | | | |
|---|---|---|---|
| Gewicht | des | Kastens mit Inhalt | 18,250 kg |
| Länge | „ | „ | 68 cm |
| Breite | „ | „ | 30 „ |
| Höhe | „ | „ | 25 „ |

## Allgemeine Literatur über Technik der Protozoenforschung.


*550.* **Bass** *and* **Johns,** *The cultivation of malarial Plasmodia. In: Journ. exp. Med. Vol. 16. 1912. p. 567.*

*551.* **Blochmann, F.,** *vgl. No. 2, S. 72.*

*552.* **Hartmann, M.,** *und* **Kisskalt, K.,** *Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie. 3. Aufl. Jena 1915.*

*553.* **Küster, E.,** *Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen. Leipzig und Berlin 1907.*

*554.* **Perekropoff, G. J.,** *Ueber Kulturen der Plasmodien des tropischen Fiebers (Malaria tropica). In: Arch. f. Protistenk. Vol. 14. 1914. p. 139.*

*555.* **Prowazek, S.,** *Taschenbuch der mikroskopischen Technik der Protistenuntersuchung. 2. Aufl. Leipzig 1909.*

*556.* **Thomson, J. G.,** *and* **Mc Lellan, S. W.,** *The cultivation of one generation of malarial parasites in vitro, by Bass' method. In: Ann. trop. Med. and Parasit. Vol. 6. 1912. p. 449.*

*557.* **v. Wasielewski** *und* **Kühn,** *Untersuchungen über Bau und Teilung des Amöbenkerns. In: Zool. Jahrb. f. Anat. Vol. 38. 1914. p. 253.*

*558.* — *und* **Hirschfeld,** *Untersuchungen über Kulturamöben. In: Abh. Akad. Wiss. Heidelberg. Math.-naturw. Kl. Jahrg. 1910. 1. Abh.*

*559.* **Wülker, G.,** *Die Technik der Amöbenzüchtung. In: Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Ref. Vol. 50. 1911.*

*560.* **Ziemann, H.,** *Ueber die Bass'sche Kultur der Malariaparasiten in vitro und die daraus sich ergebenden Resultate. In: Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Vol. 67. 1911.*

*561.* — *Ueber die Kultur der Malariaparasiten und der Piroplasmen (P. canis) in vitro. In: Bull. Inst. Pasteur. No. 19. 1913.*

II. Teil.

# Spezielle Naturgeschichte der Protozoen.

## Vorbemerkung.

Die Abgrenzung des Stammes der Protozoen ist eine willkürliche, geboten durch praktische Gesichtspunkte und durch Erwägungen der Oekonomie bei der wissenschaftlichen Arbeit. Weder gegenüber den vielzelligen Tieren können wir eine feste Grenze bestimmen, noch können wir die einzelligen pflanzlichen Organismen in ihrer Gesamtheit abtrennen. Manche Gruppen schließen sich morphologisch, andere in ihrem physiologischen Verhalten den Protozoen so enge an, daß eine gemeinsame Behandlung für die Vertiefung der Einsicht vom größten Vorteil ist.

So hat man sich mit der Zeit daran gewöhnt, die Diatomeen und die Dinoflagellaten wegen ihrer vorwiegend pflanzlichen Ernährung in den botanischen Lehrbüchern aufzuführen, während man die Eugleninen und andere selbständig assimilierende Flagellaten wegen ihrer morphologischen Eigentümlichkeiten mit den tierisch sich ernährenden Flagellaten gemeinsam behandelte. In diesem Buch bin ich zum Teil aus dem herkömmlichen Rahmen herausgetreten, da manche Fragen ihre vollkommene Beleuchtung nur bei Berücksichtigung aller einander nahestehenden Organismen erfahren. Dabei habe ich mich aber auf die Behandlung der Fragen beschränkt, welche für die Protozoologie von Bedeutung sind, während ich diejenigen Punkte in den Hintergrund treten ließ, welche mit größerem Nutzen von dem Botaniker behandelt werden. —

Daß ich nicht, wie üblich, die Stufenfolge im Protozoenstamm mit den Rhizopoden beginne, sondern mit den Flagellaten, hat seine Begründung in der Tatsache, daß die Flagellaten sowohl zu den Pflanzen als zu den übrigen Protozoengruppen vielfältige Beziehungen zeigen.

Schon seit langer Zeit haben die besten Kenner der Protozoen immer wieder darauf hingewiesen, daß wir nicht in den Rhizopoden die primitivsten gegenwärtig existierenden Tiere erblicken dürfen, sondern daß am ehesten noch die Flagellaten mit der niedersten bekannten Gruppe von Organismen, den Bakterien sich verknüpfen lassen.

Sämtliche Bakterien sind sehr kleine Organismen, ihre Größe beträgt in vielen Fällen nur 1 μ oder gar weniger. Kugelbakterien haben meist nur 1—3 μ Durchmesser, stabförmige Arten eine Breite von 1—3, eine Länge von 3—6 μ. Bei dieser Kleinheit ist es natürlich sehr schwer, die innere Organisation dieser Lebewesen zu untersuchen. Nur wenige Formen, wie die Schwefelbakterien, erreichen Durchmesser von 50 μ in der Breite und beträchtliche Längen. Aber

auch solche Formen zeigen in ihrer inneren Organisation Abweichungen vom Bau der Zellen der höheren Tiere und Pflanzen und ebenso von den einzelligen Körpern der Protozoen und Protophyten.

Als eine Zelle bezeichnen wir einen Protoplasmakörper mit einem oder mehreren Kernen.

Wir haben früher erfahren, in welcher Weise die Kernsubstanz in den Protozoenzellen lokalisiert ist. Die Kerne stellen morphologische Individuen dar, welche ähnlich den ganzen Zellen durch Teilungsvorgänge besonderer Art sich vermehren. Sie sind dadurch ausgezeichnet, daß sich in ihnen Substanzen vorfinden, welche im übrigen Protoplasma nicht regelmäßig vorkommen.

Auch in dem Körper der Bakterien lassen sich verschiedene Substanzen nachweisen, welche zum Teil schon im Leben durch Farbe und Lichtbrechung voneinander unterscheidbar sind. So kann man vielfach eine Membran als äußere Hülle vom Protoplasma sich abheben sehen; in letzterem unterscheiden wir eine Gerüstsubstanz und

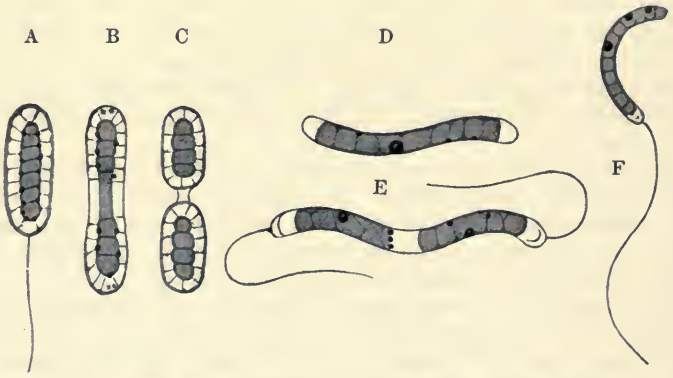



Fig. 327 A—F. Bau einiger Bakterien. A Bacterium lineola, B und C Teilungsstadien desselben, D und E Spirillum undula, F unbestimmtes Bakterium aus Sumpfwasser. (Nach Bütschli aus Verworn.)

Flüssigkeitsräume, so daß der Vergleich mit Gerüstsubstanz und Zellsaft oder mit den beiden Bestandteilen, welche den Spumoidbau des Protoplasmas bedingen, naheliegt. In dieser Grundsubstanz, die wir auch hier als Protoplasma ansehen, liegen Körner und Tropfen weiterer Substanzen eingebettet.

Diese haben sich zum Teil bei mikroskopischer Untersuchung als Stoffe nachweisen lassen, wie sie auch in den Zellen höherer Organismen als Reservesubstanzen auftreten. So findet sich Fett, Glykogen und andere Kohlehydrate und besonders oft Volutin (vgl. S. 108), welches ja wahrscheinlich eine Verbindung einer Nukleinsäure ist.

Aber Kerne, welche ohne weiteres in ihrem Bau und ihrer stofflichen Zusammensetzung als den Kernen der höheren Organismen entsprechend erkannt werden können, sind noch nicht nachgewiesen worden. Früher wurden oft kleine Partikel jener Reservesubstanzen, besonders des Volutins, für Kerne erklärt, da sie sich bei den üblichen Färbungsmethoden oft ähnlich wie Kernsubstanzen färben. Indem man diese wie kompakte Körper einheitlich gefärbten Brocken für Kerne hielt, nahm man an, daß unsere Mikroskope und unsere

Mikrotechnik eine Unterscheidung besonderer Strukturen an ihnen nicht erlaubten.

Neuere Untersuchungen haben nun ähnliche Gebilde in den Bakterienkörpern kennen gelehrt, welche sich ganz wie Kernsubstanzen färben, gewisse von deren mikrochemischen Reaktionen aufweisen und sich chemisch als sicher nicht zu jenen bekannten Reservesubstanzen gehörig erweisen lassen. Man nimmt an, daß es sich um Chromatin handelt, und daß es in der Bakterienzelle eine ähnliche Rolle spiele, wie bei allen höheren Organismen, d. h. daß es der Träger der Arteigenschaften, der Vererbung, sei.

Dieses Bakterienchromatin, dessen Identität mit dem Chromatin höherer Organismen infolge der Unvollkommenheit der mikrochemischen Methoden noch nicht mit Sicherheit hat nachgewiesen werden können, findet sich im Bakterienkörper in verschiedener Anordnung.

Meist erkennt man in einem Bakterium mehrere solcher als Chromatin angesprochenen Körner, wenn sich überhaupt eine differenzierte Färbung erzielen läßt (Fig. 328). Bei größeren Bakterien sieht man diese Körnchen in den Wabenwänden des schaumigen Protoplasmas liegen, bei kleineren Arten liegen sie scheinbar in einer homogenen Grundmasse, oft läßt sich nur eine entsprechende Färbung größerer Teile des Bakterienkörpers nachweisen (Fig. 327). Ja, bei einzelnen sehr großen Formen ließen sich sogar bläschenförmige, den Kernen höherer Organismen ähnlich strukturierte Gebilde erkennen, welche „Chromatin“ enthalten und daher für echte Kerne erklärt wurden. Es ist aber strittig, ob diese Formen wirklich zu den Bakterien zu rechnen sind.

So sprechen denn die meisten gesicherten Angaben dafür, daß die Bakterien kernlose Organismen sind. Kerne, welche eine Struktur ähnlich derjenigen der Zellkerne höherer Organismen besitzen, und welche sich wie jene durch Teilung vermehren, sind bei ihnen nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden.

Vielmehr deuten viele Beobachtungen darauf hin, daß die Kernsubstanzen in ihrem Protoplasma eine mehr oder weniger diffuse Verteilung besitzen. Die Chromatinpartikel, welche man in den Bakterien nachweisen kann, würden nach dieser Auffassung nicht ganzen Kernen, sondern den in solchen vorkommenden Chromatinbrocken entsprechen. Man könnte demnach den Bakterienkörper sowohl als einen Protoplasmaleib, der keinen Kern aus sich herausdifferenziert hat, als auch als einen Kern, der kein Protoplasma um sich gebildet hat, auffassen. Beide Theorien sind vertreten worden, sind aber ohne größeren Einfluß auf die Entwicklung unserer allgemeinen Anschauungen geblieben, da das ihnen zugrunde liegende Material zu gering und zu wenig gefestigt ist.

Jedenfalls müssen wir die Organisation der Bakterien in einen gewissen Gegensatz zu derjenigen der Protozoen bringen. Sie sind nicht zellige Organismen, ihr Körper hat, so weit unsere Kenntnisse ein Urteil erlauben, nicht den Wert und die Organisation einer Zelle. Man kann sagen, daß sie vereinfachte Zellen sind, da sie zwar die für eine Zelle charakteristischen Substanzen, aber nicht in der den Zellen eigentümlichen Anordnung enthalten. Sie entsprechen dem von Haeckel seinerzeit aufgestellten Begriff der Moneren: Organismen, deren Leib aus Protoplasma aufgebaut ist, die aber keinen differenzierten Zellkern, wohl aber diffus verteilte Kernsubstanzen enthalten.

Man war eine Zeitlang geneigt, in der diffusen Verteilung der Kernsubstanz eine Beziehung zum Bau gewisser Stadien von Protozoen zu erblicken. Wir haben früher (S. 257) die sogenannte „chromidiale Verteilung" der Kernsubstanz in Protozoenkörpern besprochen und haben die Ansicht entwickelt, daß die unsicheren Beobachtungen, welche zu jenen Theorien Anlaß gaben, nicht die Basis für grundlegende Anschauungen abgeben können.

Die Bakterien sind eine formenreiche Organismengruppe. Die Grenzen der einzelnen Arten sind zwar vielfach schwer zu bestimmen. Aber deutlich treten uns größere Gruppen entgegen: die Stäbchenbakterien, die Kokken oder Kugelbakterien, die Komma-

Fig. 328. Bakterien mit verschiedener Anordnung färbbarer, chromatinähnlicher Substanzen im Plasma. a—c Bacillus saccobranchi Dob. a fädige, b spiralige, c netzige Anordnung der färbbaren Substanz. d Sarcina sp. Vierteilungsstadium mit kernähnlichen Gebilden. e—h Micrococcus sp. mit kernähnlichen Bildungen und deren Teilungsstadien. i—l Bacillus vic. flexilis. „Kernsubstanz" teils in größeren Klumpen, teils in „chromidialer" Verteilung. m Spirilla sp. mit vakuolisiertem Plasma und „Chromatin"filament. n—o Bacillus flexilis, Schaumstruktur des Protoplasmas und „chromidiale" Verteilung der Kernsubstanzen zeigend. Vergr. ca. 2000. (Nach Dobell.)

bacillen, die schraubenförmigen Spirillen. Manche von ihnen sind beweglich, andere unbeweglich. Soweit sie beweglich sind, dienen ihnen Geißeln als Bewegungsorgane.

Im Besitz einer den Protoplasmakörper umhüllenden Membran gleichen die Bakterien der Mehrzahl der pflanzlichen Zellen, während sie darin von vielen Protozoen abweichen. Immerhin sind unter letzteren insbesondere viele Flagellaten in diesem Punkt ähnlich organisiert. Außer im Besitz von Geißeln als Bewegungsorganen und in der Umhüllung durch eine Membran erinnern die Bakterien durch die Vielfältigkeit ihrer Ernährungsweise an die Flagellaten. Zwar

gibt es keine Bakterien, welche geformte Nahrung aufnehmen; die große Mehrzahl der Bakterienarten ist auf gelöste organische Substanzen angewiesen. Doch gibt es bekanntlich zahlreiche autotrophe Bakterienarten, welche zum Teil ihren Stickstoff-, zum Teil ihren Kohlenstoffbedarf, oft auch beides, anorganischen Verbindungen dieser Elemente zu entnehmen und so die Synthese ihrer Protoplasmabestandteile durchzuführen vermögen. Es ist fraglich, ob einige dieser Formen eine Photosynthese mit Hilfe eines dem Chlorophyll ähnlichen Farbstoffes durchführen können. Jedenfalls gibt es vollkommen autotrophe Bakterien.

Diese Tatsache, im Zusammenhang mit ihrer niederen Organisation, ist die Veranlassung, in den Bakterien die Wurzel aller höheren Organismen zu vermuten. Wenn man auch zugeben muß, daß viele von ihnen stark modifizierte, vor allem auch in der Ernährungsweise abgeänderte Formen sind, so ist doch unbestreitbar, daß die Gruppe der Bakterien die niedersten Organismen enthält, welche existieren konnten, ohne die Existenz anderer Organismenformen vorauszusetzen. So liegt es nahe, anzunehmen, daß die ersten Organismen, welche auf der Erde entstanden, ihnen ähnlich gewesen sein können.

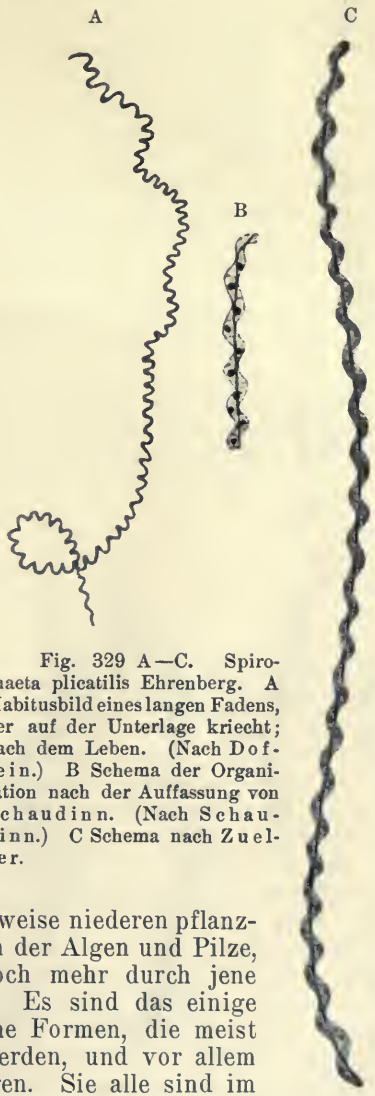



Fig. 329 A—C. Spirochaeta plicatilis Ehrenberg. A Habitusbild eines langen Fadens, der auf der Unterlage kriecht; nach dem Leben. (Nach Doflein.) B Schema der Organisation nach der Auffassung von Schaudinn. (Nach Schaudinn.) C Schema nach Zuelzer.

Es gibt nun verschiedene Gruppen von Bakterien, welche einen Uebergang zu Gruppen des Pflanzenreichs vermitteln. Gleichen sie schon in ihrer Gesamtheit durch den Besitz einer Membran und durch die Ernährungsweise niederen pflanzlichen Organismen aus den Gruppen der Algen und Pilze, so wird dieser Zusammenhang noch mehr durch jene vermittelnden Gruppen nahegelegt. Es sind das einige große bakterienähnliche heterotrophe Formen, die meist noch den Bakterien zugerechnet werden, und vor allem die Cyanophyceen oder Blaualgen. Sie alle sind im Bau ihres Protoplasmakörpers Moneren.

Den gleichen Bau des Plasmaleibes besitzen nun schließlich noch Organismen, welche in mancher Beziehung Protozoen ähneln und daher eine Zeitlang diesen sehr angenähert, ja selbst zu ihnen gerechnet wurden: die Spirochäten. Sie schließen sich durch den Bau ihres Plasmakörpers den Bakterien aufs engste an, indem sie auch in einem

meist einreihig angeordnete Vakuolen zeigenden Grundplasma feinverteilte Einschlüsse aufweisen, welche zum Teil aus Reservesubstanzen, vielleicht auch Stoffwechselprodukten, ferner aber aus „Chromatin“ zu bestehen scheinen. Wie die Bakterien, teilen sie sich durch Querteilung; ebensowenig wie bei jenen ist bei ihnen eine andere Vermehrungsform oder ein geschlechtlicher Vorgang nachgewiesen. Ebensowenig wie ein Bakterium nimmt eine Spirochäte geformte Nahrung auf. Sie sind alle auf in flüssiger Form ihnen dargebotene organische Substanzen angewiesen, also ausgesprochen heterotroph. Einige Formen scheinen eine Brücke zu autotrophen, cyanophyceenähnlichen Organismen zu bilden.

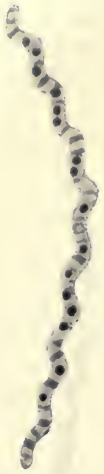


Fig. 330. Saprospira flexuosa. Spirochäte mit chromatinähnlichen Körnern im Innern. Vergr. ca. 2000. (Nach Dobell.)

Die Gründe, sie als mit den Protozoen nahe verwandte Organismen zu betrachten, waren folgende: Sie bewegen sich nicht, wie die Bakterien mit Hilfe von Geißeln, sondern sie führen unter Formänderung schlängelnde Bewegungen aus, wie sie auch bei manchen Flagellaten und Stadien von anderen Protozoen vorkommen. Keine Form besitzt Geißeln. Dagegen hat man bei einzelnen großen Arten lamellenähnliche Verbreiterungen des Körpers und Achsenstäbe gefunden, welche man mit den Wellensäumen (undulierenden Membranen) und Achsen- und Randfäden von Flagellaten verglich. Im Gegensatz zu den meisten Bakterien besitzen sie nämlich meist keine feste Membran, die den Körper umschließt. Ihre äußere Körperschicht ist vielmehr eine offenbar die äußerste Schicht des Körperprotoplasmas darstellende feine, zarte Hülle, welche

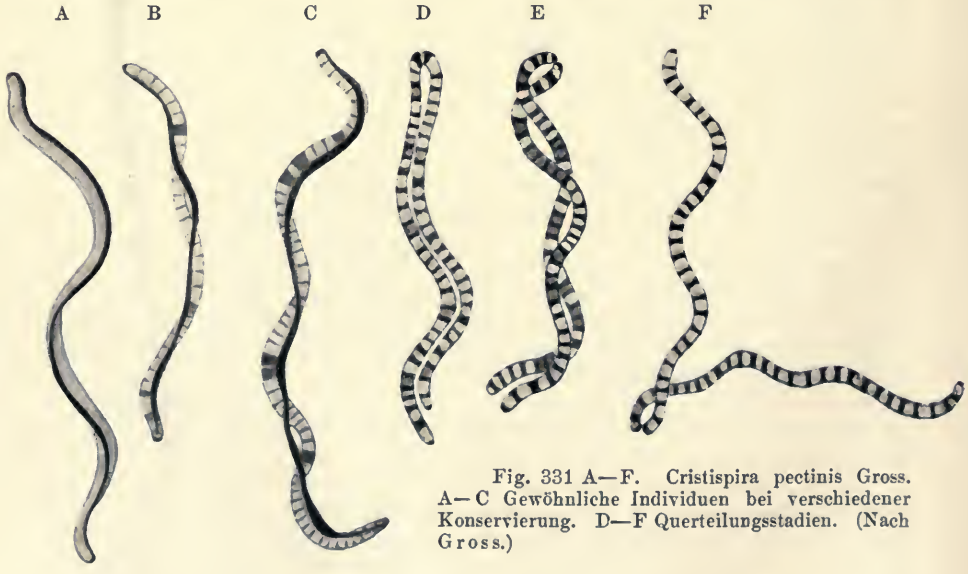



Fig. 331 A—F. Cristispira pectinis Gross. A—C Gewöhnliche Individuen bei verschiedener Konservierung. D—F Querteilungsstadien. (Nach Gross.)

bei den Bewegungen des Körpers ihre Form verändert. Sie ist daher am ehesten der Pellicula der Protozoen zu vergleichen.

Da auch die Spirochäten sehr kleine Organismen sind, deren Untersuchung große Schwierigkeiten bereitet, so ist es nicht verwunderlich, wenn man viele falsche Angaben über sie in der Literatur findet. Alle jene Angaben, welche bei ihnen Kerne und Zellorgane, z. B. Blepharoplaste, ferner Längsteilung, Geißeln, einen komplizierten Entwicklungskreis beschrieben, waren auf mangelhafte, durch vorgefaßte theoretische Anschauungen beeinflußte Beobachtungen zurückzuführen.

Ihrem Bau, ihrer Fortpflanzungsweise und ihren gesamten Lebenserscheinungen nach sind die Spirochäten den Bakterien viel enger anzugliedern als den Protozoen. Mit den Bakterien, den Cyanophyceen und vielleicht einigen anderen Gruppen niederer Organismen bilden sie die niedriger als die Protozoen und Protophyten organisierte Gruppe der monerenähnlichen Lebewesen.

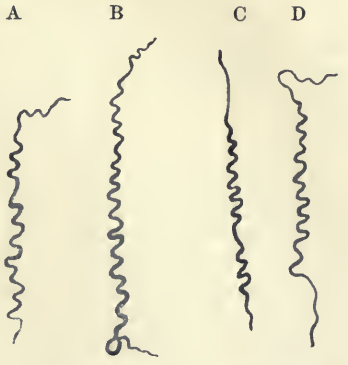



Fig. 332 A—D. Die Syphilisspirochäte Treponema pallidum Schaudinn. Verschiedene Typen. Vergr. ca. 2200. (Nach Schaudinn.)

Unter Umständen dieser Gruppe anzuschließen ist eine weitere Anzahl von eigenartigen Gebilden, welche man neuerdings beschrieben und mit Unrecht auf Grund unzureichender Beobachtungen für Protozoen erklärt hat: die Chlamydozoen. Zum Unterschied von den Bakterien und Spirochäten, welche außer in parasitischem Zustand auch vielfach in freier Natur gefunden werden, hat man jene Chlamydozoen bisher nur als Parasiten, und zwar ausschließlich in krankhaft veränderten Geweben, beobachtet.

Die Chlamydozoen sollen Organismen von winziger Größe sein, welche zum Teil bei den stärksten Vergrößerungen unserer besten optischen Instrumente gerade noch gesehen werden können. Man findet sie bei Krankheiten, welche durch einen filtrierbaren Ansteckungsstoff übertragen werden, und bei denen bisher die Methoden der Bakteriologie und Protozoenkunde zum Nachweis eines Erregers versagt haben. Man hat sie meist nur in konserviertem und gefärbtem Zustand in den Zellen und Geweben erkrankter Menschen und Tiere beobachtet. Doch sind ihnen entsprechende Gebilde gelegentlich auch in frischem Zustand, besonders bei Anwendung der Dunkelfeldbeleuchtung gesehen worden. Bei solchen Beobachtungen verzeichnete Bewegungen sind nicht sicher als spontane erkannt worden; Geißeln und andere Bewegungsorgane konnten nicht beobachtet werden. Manche Forscher zweifeln daher an ihrer Organismennatur und glauben sie eher für Kunstprodukte der mikroskopischen Technik oder für pathologische Produkte der Zellen halten zu sollen.

Dagegen spricht ihr regelmäßiges Vorkommen bei gewissen Krankheiten, wie Vaccine-Variola, Trachom, Hundswut; ferner die Tatsache, daß sie nach Uebertragung der Krankheit auf einen neuen Wirt sich

in diesem nachweisen lassen. Sie werden meist intracellulär, selbst in den Kernen, seltener extracellulär, aber stets in den Geweben gefunden.

Man weist sie dann als feinste kokkenähnliche, kugelige Gebilde nach, welche oft in großen Mengen vorkommen und sicher durch die Bakterienfilter hindurchgehen. Diese meist kaum 1 μ im Durchmesser großen Gebilde werden als Elementarkörperchen bezeichnet. Sie sollen die Träger der Infektion sein, in die Zellen eindringen und dort zu den größeren Initialkörpern sich umwandeln. Beide Typen sollen sich durch Teilung vermehren. Die beschriebenen Teilungsbilder zeigen eine hantelförmige Einschnürung, die beiden Tochterindividuen sollen durch zipfelförmig ausgezogene Enden oft noch zusammenhängen. Das würde eventuell auf den Mangel einer Membran hinweisen. Daß es sich um Teilungsbilder handelt, scheint auch dadurch bekräftigt zu werden, daß man die Elementarkörperchen oft zu zwei oder vier in Gruppen angeordnet findet. Bedenklich für die Deutung als Organismen scheint mir an ihrem Aussehen im mikroskopischen Bild nach Konservierung und Färbung ihre homogene Struktur, welche eher an Tröpfchen einer einheitlichen Substanz als an die fast stets granuliert erscheinende lebende Substanz erinnert.

In den Zellen sollen nun die Chlamydozoen stets spezifische Reaktionsprodukte hervorrufen; stark färbbare Gebilde, bekannt als Guarnierische, Negrische Körper etc., treten auf, die schon länger als für die betreffenden Krankheiten typische Zelleinschlüsse bekannt sind. In diesen Gebilden, deren Substanz zum Teil auf gewisse Bestandteile des Kerns der infizierten Zelle zurückgeführt wird, hat man Initialkörper nachgewiesen, welche ebenso wie die Einschlüsse selbst in Stücke zerfallen können. Als Ende der Entwicklungsreihe betrachtet man zerfallende Einschlußkörper, welche von großen Mengen von Elementarkörperchen erfüllt sind. Letztere sollen teils durch Zerfallsteilung der Initialkörper, teils durch eigene Vermehrung entstanden sein. Sie sind die Verbreiter der Infektion sowohl innerhalb des infizierten Organismus als auch auf neue Wirte. Außerdem will man cystenähnliche Dauerstadien und alle möglichen fraglichen Entwicklungs- und sonstige Stadien von Chlamydozoen beobachtet haben.

Abgesehen von der Membranlosigkeit der Gebilde wird das Vorkommen verschiedenartiger Stadien als Merkmal der Zugehörigkeit zu den Protozoen angesehen. Wenn es sich bestätigen sollte, daß die Chlamydozoen, deren Aufstellung und Umgrenzung auf Prowazek zurückzuführen ist, wirklich Organismen sind, was mir nicht unmöglich scheint, so wären sie wohl nach den bisher bekannten Merkmalen ebenfalls als Moneren aufzufassen und ähnlich wie die Spirochäten den Bakterien eng anzuschließen. Da sie aber ausschließlich parasitisch bekannt sind und bei ihrer Kleinheit ihr feinerer Bau vollkommen unerforscht ist, bleibt ihre Einordnung im Organismenreich vorläufig ganz problematisch.

# Stamm: Protozoa.

I. Unterstamm:

## Plasmodroma. Doflein.

I. Klasse.

### Mastigophora. Diesing.

**Flagellaten oder Geißelinfusorien.**

Diese Klasse der Protozoen vereinigt eine Menge mehr oder weniger nahe verwandter Organismen, welche durch den Besitz von einer oder mehreren Geißeln ausgezeichnet sind. Der Besitz dieser Bewegungsorganellen ist aber auch fast das einzige, was den Angehörigen dieser Klasse gemeinsam ist. In fast allen anderen Eigenschaften weichen die einzelnen Gruppen in weitgehender Weise voneinander ab. So haben wir Mastigophoren, welche sich gänzlich wie Pflanzen ernähren, indem sie mit Hilfe von Chromophyll aus Wasser und Kohlensäure organische Substanz aufbauen, andere ernähren sich rein tierisch durch Aufnahme geformter Nahrung, während wieder andere eine saprozoische oder parasitische Lebensweise führen. Viele aber sind Uebergangsformen zwischen den genannten drei Gruppen, indem sie sich teils pflanzlich, teils tierisch ernähren usw. Neuerdings haben sich unsere Kenntnisse von den Fortpflanzungsvorgängen bei den Mastigophoren sehr vermehrt. Dadurch sind uns aber die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den einzelnen Gruppen noch nicht vollkommen klar geworden; bei vielen der neuerdings untersuchten Formen ist die Entwicklungsgeschichte so sehr durch spezielle Lebensverhältnisse beeinflußt, bei anderen sind die beschriebenen Fortpflanzungsvorgänge noch so strittig, daß eine Zusammenfassung nach einheitlichen Gesichtspunkten sehr schwer ist.

Fast durchweg ist bei den Mastigophoren die agame Zweiteilung eine Längsteilung. Geschlechtliche Vorgänge von großer Mannigfaltigkeit der äußeren Erscheinung sind in verschiedenen Gruppen nachgewiesen worden. Vielfach sind metagame Teilungen von progamen Teilungen unterscheidbar, eventuell ein Generationswechsel in dem Sinn, wie er oben auf S. 241 definiert wurde.

Das charakteristischste Merkmal der Klasse der Mastigophoren ist, daß ihre Angehörigen während der Hauptabschnitte ihres Lebens mit einer oder mehreren Geißeln (Flagellen) versehen sind, welche die

Fortbewegung vermitteln. Während Rhizopoden der verschiedenen Abteilungen, Algen und andere Organismen Jugendzustände mit Geißeln besitzen, welche sie Mastigophoren sehr ähnlich sehen lassen, die sie aber auf der Höhe ihres Lebenszyklus wieder einbüßen, werden wir solche bei der Mehrzahl der typischen Mastigophoren nur in gewissen Perioden des Lebens, bei der Encystierung usw. vermissen (vgl. jedoch hierzu S. 397 und S. 399).

Einige Flagellaten der niederen Gruppen besitzen in der Jugend, andere während des ganzen Lebens, die Fähigkeit, neben den Geißeln Pseudopodien zu bilden. Dies weist auf eine Verwandtschaft des Mastigophoren- und Rhizopodenstammes an ihrer Wurzel hin.

Bei den meisten Formen ist jedoch der Körper starr, seltener etwas metabolisch; in manchen Gruppen kommen sogar Panzerbildungen, Scheiden, Hüllen und Gehäuse aus Gallerte, anorganischen Stoffen usw. vor.

Die Mastigophoren besitzen einen Zellkern und eine kontraktile Vakuole. Die Größe der Tiere ist sehr verschieden, wir kennen solche von nur wenigen Mikromillimetern bis zu einem Millimeter Größe und darüber. Doch ist die Mehrzahl der Mastigophoren klein; in einzelnen Abteilungen kommen Arten vor, welche zu ansehnlichen Kolonien auswachsen. Dauerformen sind von sehr vielen Formen bekannt, sie sind wohl allgemein verbreitet.

Wir erkennen in den Mastigophoren eine Klasse, welche, ähnlich wie die Würmer unter den Metazoen, wenig in sich geschlossen erscheint, und zwar, weil beide offenbare verwandtschaftliche Beziehungen nach allen Seiten besitzen. Die Mastigophoren zeigen sich deutlich mit den Algen und den Rhizopoden, vielleicht auch den Ciliaten und den Sporozoen verwandt.

Den im einleitenden Abschnitt behandelten Grundanschauungen entsprechend, sind wir geneigt, autotrophe Protozoen als die niedrigststehenden anzusehen. Allerdings kennen wir keine Formen, welche in ihrer Organisation direkt eine Brücke zwischen bakterienähnlichen Organismen und Protozoen schlagen. Da wir gesehen haben, daß wohl sogar die Mehrzahl der Bakterien nicht autotroph lebt, so liegt theoretisch die Möglichkeit, die niedersten Protozoen von heterotrophen Formen abzuleiten, ebenso nahe wie die umgekehrte Annahme. Daß aber gerade unter den niedrig organisierten Mastigophoren so viele autotrophe Formen vorkommen, stützt die Annahme, daß unter ihnen die ursprünglichsten Protozoen zu suchen sind. Tatsächlich gibt es unter den einfachstgebauten Mastigophoren sowohl autotrophe als auch heterotrophe Formen. Solche Formen stehen einander sehr nahe und bieten den gemeinsamen Ausgangspunkt für die Betrachtung der pflanzlichen und der tierischen Flagellaten. Von ihnen können wir mehrere Reihen tierischer und pflanzlicher Flagellaten ableiten, welche mehr oder weniger deutlich sich in aufsteigender Folge anordnen lassen: Reihen, welche mit einfach organisierten Formen beginnen und mit kompliziert gebauten abschließen. Diese Reihen müssen das Rückgrat eines natürlichen Systems bilden.

Solche Reihen erkennen wir sowohl bei den vorwiegend pflanzlichen als auch bei den tierischen Mastigophoren. Man hat sie daher schon lange als systematische Gruppen der Geißelinfusorien anerkannt, und die Abgrenzung einiger von ihnen war niemals strittig. Das gilt vor allem für die Abteilungen der autotrophen Mastigophoren, also

für die Chrysomonadinen, Cryptomonadinen, Dinoflagellaten, Euglenidinen und Phytomonadinen.

Schwankender waren die Einteilungen der tierisch sich ernährenden Flagellaten. Das hat verschiedene Gründe: erstens waren sie bis vor kurzem viel weniger gut bekannt als die oben genannten; zweitens gibt es in den pflanzlichen Gruppen zahlreiche ganz oder teilweise tierisch sich ernährende Formen, welche in manchen Punkten zu den geschlossenen Gruppen der tierischen Flagellaten überleiten; und drittens glaubte man vielfach pflanzliche und tierische Mastigophoren in gemeinsame Gruppen zusammenfassen zu können.

In neuerer Zeit ist es aber immer klarer geworden, daß die pflanzlichen Gruppen meist in sich geschlossene Einheiten darstellen; die tierisch sich ernährenden Angehörigen dieser Gruppen stehen ihren autotrophen Verwandten so nahe, daß es sehr ungeeignet wäre, sie im System von jenen zu trennen. Auch die tierischen Flagellaten haben sich als viel einheitlichere systematische Verbände herausgestellt, als man ursprünglich vermutete.

Wir dürfen zwar annehmen, daß sie von verschiedenen Stellen des Stammbaums der autotrophen Flagellaten abgeleitet werden müssen. Die Ableitungsmöglichkeit ist aber nicht so klar und eindeutig, daß wir etwa wagen könnten, jeder Gruppe von pflanzlichen Flagellaten eine solche von tierischen mit ähnlicher Organisation an die Seite zu stellen. Im Gegenteil, es zeigt sich, daß die tierischen Flagellaten in eigenen Entwicklungsreihen zu höherer Differenzierung des Baues fortgeschritten sind. Wir werden später sehen, daß, wie die äußersten Endglieder in den einzelnen Reihen der pflanzlichen Mastigophoren echt pflanzliche, an Algen erinnernde Eigenschaften annehmen, so die Endglieder der Reihen der tierischen Mastigophoren sehr kompliziert gebaute Organismen mit spezifisch tierischen Eigentümlichkeiten sind.

Das wurde in den bisher gebräuchlichen Systemen schon zum Ausdruck gebracht. So stellte ich in den früheren Auflagen dieses Lehrbuchs, wie das unter den Zoologen üblich geworden war, die Euflagellaten, welche sowohl tierische als pflanzliche Formen umfaßten, den vorwiegend pflanzlichen Dinoflagellaten und den rein tierischen Cystoflagellaten gegenüber. Es war von vornherein klar, daß diese drei Unterklassen einander systematisch nicht gleichwertig waren. Innerhalb der Gruppe der Euflagellaten standen den tierischen Protomonadinen und Polymastiginen die pflanzlichen Chromomonadinen, Euglenoidinen und Phytomonadinen gegenüber.

Ebenso hatte Senn (1900) die Euflagellaten in die rein tierischen Gruppen der Pantostomatinen, Protomastiginen und Distomatinen gegenüber den rein pflanzlichen Chrysomonadinen, Cryptomonadinen, Chloromonadinen und Eugleninen eingeteilt.

Die systematischen Versuche Hartmanns brachten keine natürlichen Gesichtspunkte in die Einteilung und mußten wieder fallen gelassen werden.

Meine eigenen neueren Untersuchungen haben mich auf eine, wie mir scheint, natürliche Einteilungsmöglichkeit der ganzen Klasse der Mastigophoren geführt, welche mit großer Uebersichtlichkeit den Vorzug vereinigt, die natürlichen Beziehungen der einzelnen Gruppen hervortreten zu lassen.

Ich teile die Klasse der Mastigophoren in zwei Unterklassen:

1. Unterklasse: **Phytomastigina,** pflanzliche Geißelinfusorien, welche folgende Ordnungen umfaßt:

1. Ordnung: Chrysomonadina,
2. „ Cryptomonadina,
3. „ Dinoflagellata,
4. „ Euglenoidina,
5. „ Phytomonadina.

2. Unterklasse: **Zoomastigina,** tierische Geißelinfusorien, mit folgenden Ordnungen:

1. Ordnung: Protomonadina,
2. „ Polymastigina,
3. „ Hypermastigina,
4. „ Distomatina,
5. „ Cystoflagellata.

In beiden Unterklassen schreitet die Einteilung von einfachen zu komplizierten Formen fort. Am Grund des ganzen Systems stehen die in vieler Beziehung ursprünglichsten pflanzlichen Formen, die Chrysomonadinen. Von ihnen können wir beide Reihen ableiten. Wie ich die Anordnung und Abgrenzung der einzelnen Ordnungen begründe, das soll bei deren Besprechung erörtert werden und findet eine breitere Darstellung in einer besonderen Abhandlung.

## I. Unterklasse:

## Phytomastigina.

Die Ordnungen der Phytomastiginen umfassen vorwiegend autotrophe Mastigophoren, also pflanzlich sich ernährende Geißelinfusorien. Sie beherbergen aber fast alle einzelne Formen, welche neben der pflanzlichen Ernährung geformte Nahrung nach Art von Tieren oder gelöste organische Substanzen auf osmotischem Wege aufnehmen, oder ganz ausschließlich eine derartige heterotrophe Ernährung aufweisen.

Ihr Bau und ihre Symmetrieverhältnisse sind sehr verschiedenartig. Viele Formen sind streng einachsig gebaut; doch kommen auch häufig zweiachsige und bilateral-symmetrisch gebaute Arten vor. Auch asymmetrische Formen sind nicht selten, und vor allem sind viele Gruppen durch einen spiralig gebauten Körper ausgezeichnet.

Bei den niederen Formen finden wir vielfach einen Körper von veränderlichen Umrissen; es fehlen Verfestigungen der Protoplasmaoberfläche, und infolgedessen ist amöboide Beweglichkeit des Körpers oder doch weitgehende Metabolie ein häufiges Vorkommen. Schon bei diesen niederen Formen sehen wir nicht selten die zarten Körper in sezernierte Gallerthüllen und ähnliche Bildungen eingeschlossen.

Bei den höheren Formen sehen wir oft die äußerste Oberfläche des Körpers als Pellicula differenziert, welche, mehr oder minder elastisch, metabolische Formänderung des Körpers erlaubt, wie bei den Euglenoidinen. Solche Formen haben aber in der Regel schon eine jeweils für die Art sehr charakteristische konstante Eigenform. Eine solche ist noch viel auffälliger bei denjenigen Gruppen, welche an der Oberfläche des Körpers eine feste Hülle abscheiden; diese nimmt oft den Charakter eines Panzers an und besteht bei einer

Reihe von Gruppen aus Cellulose, so bei höher differenzierten Chrysomonadinen, bei Dinoflagellaten und bei Phytomonadinen.

Das Protoplasma der meisten Phytomastiginen ist sehr feinkörnig und nicht sehr stark vakuolisiert; dementsprechend ist auch vielfach eine scharfe Grenze zwischen Ekto- und Entoplasma nicht erkennbar.

Die Geißeln sind bei den Phytomastiginen in der Zahl von 1, 2 bis höchstens 4 vertreten. Meist sind sie am Vorderende des Tiers angebracht und gehen bei dessen Bewegung voran. Man unterscheidet, wenn mehrere Geißeln von verschiedener Größe vorhanden sind, Hauptgeißeln von Nebengeißeln. Nach hinten gerichtete

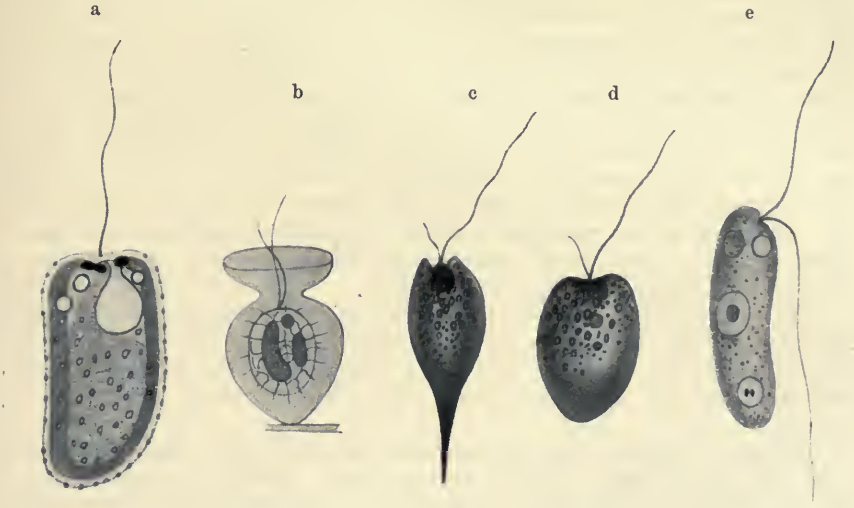



Fig. 333. Begeißelungsverhältnisse bei Mastigophoren. a eingeißelige Art Microglena punctifera Ehrbg. Vergr. 1000. (Nach Klebs.) b Form mit zwei gleichen Geißeln Derepyxis crater Pascher. Vergr. 700. (Nach Pascher.) c und d zwei Individuen mit Haupt- und Nebengeißel Ochromonas granulosa Meyer. Vergr. 900. (Nach Meyer.) e Form mit Schwimm- und Schleppgeißel Bodo ovatus Stein. Vergr. 1500. (Nach Klebs.)

Geißeln nennt man Schleppgeißeln, da sie meist bei der Bewegung nachgezogen werden; sie dienen oft als Steuer oder als Mittel zur Anheftung an einer Unterlage. Die Zahl der Geißeln, ihre relative Länge, ihre Bewegungsrichtung, Anheftungsstelle und Befestigungsweise am Flagellatenkörper sind vielfach für Gattungen und Arten kennzeichnend und geben gute Anhaltspunkte für die Systematik. Geißellose, meist abgekugelte Ruhezustände sind bei den Phytomastiginen weit verbreitet. Sie sind wohl zu unterscheiden von den Dauercysten; denn ihnen fehlt die feste Hülle und in ihnen gehen die Stoffwechselvorgänge ungestört weiter. Ja, in diesen Ruhezuständen, welche man als Palmellen bezeichnet, können die Phytomastiginen sich durch Teilung vermehren. Die Palmellen gleichen gewissen Algen (z. B. den Pleurococcaceen) in manchen Fällen so sehr, daß sie kaum von ihnen zu unterscheiden sind.

Die Kerne der Phytomastiginen können sehr verschiedenartig gebaut sein; die niederen Formen haben bläschenförmige Karyosomkerne. Je weiter wir in der Reihe der Phytomastiginen und vor allem innerhalb der einzelnen Ordnungen die Formen verfolgen, um so komplizierter gebaute Kerne finden wir vor, wie das bei den einzelnen Ordnungen besprochen werden wird.

Die typischen Vertreter der Phytomastiginen enthalten in ihrem Körperprotoplasma als holophytische Organismen Chromatophoren. Diese können bei den einzelnen Gruppen sehr verschiedene Gestalten haben; häufig sind sie schalen- oder schüsselförmig. Auch ihre Farbe ist sehr wechselnd; bei den niederen Formen sind gelbe und braune Chromatophoren besonders häufig, bei den höheren vielfach rein grüne. Doch kommt auch rotbraune und rote sowie blaugrüne Färbung vor. Die Natur der Farbstoffe ist meist noch unbekannt. In manchen Fällen ist echtes Chlorophyll nachgewiesen; solches kann auch in nichtgrünen Chromatophoren vorkommen, wenn es durch ein gelbes, rotes oder braunes Pigment verdeckt wird. Speziell bei den vielfach anders gefärbten Chrysomonadinen, Cryptomonadinen und Peridineen wird die grüne Grundfarbe der Chromatophoren erst nach dem Tod des Tiers infolge der Lösung verdeckender Pigmente sichtbar. Bei manchen Formen kommt eine ganze Reihe verschiedener Farbstoffe nebeneinander vor. Rein grün sind einige Cryptomonaden, die Euglenoidinen, Chloromonaden und Volvocineen.

Kontraktile Vakuolen sind bei den Süßwasserbewohnern allgemein verbreitet. Sie sind bei den niederen Formen einfache Bläschen, bei den höheren treten uns vielfach kompliziertere Systeme entgegen, wie z. B. die Pusulen der Dinoflagellaten (vgl. S. 72, Fig. 87).

Formen, welche saprosmisch oder von geformter Nahrung leben, entbehren in der Regel der Chromatophoren. Doch kommt auch neben der synthetischen Ernährung mittels der Chromatophoren Aufnahme von gelösten organischen Stoffen oder geformter Nahrung vor.

Phytomastiginen, welche geformte Nahrung aufnehmen, können diese bei einfacher Organisation an verschiedenen Stellen der Körperoberfläche aufnehmen; höher stehende Formen zeigen lokalisierte Mundöffnungen und in Verbindung mit diesen oft komplizierte Hilfsapparate, z. B. Schlundbildungen usw.

Trichocystenähnliche Einrichtungen, bei Reiz vorquellende Gallertfäden, welche meist wohl zur Verklebung, vielleicht auch zum Teil zur Bewältigung der Beute dienen, sind in einigen Fällen beschrieben worden.

Die Teilung ist bei der Mehrzahl der Formen ohne weiteres als typische Längsteilung erkennbar. Hüllbildungen können das Bild, unter dem sie abläuft, sehr beeinflussen.

Entwicklungsvorgänge während des Wachstums sind besonders bei Formen mit komplizierteren Hüllbildungen auffällig.

Geschlechtliche Vorgänge sind nur bei den höchststehenden Phytomastiginen, den Phytomonadinen, mit Sicherheit beobachtet worden; auch für Euglenoidinen gibt es einigermaßen zuverlässige Angaben. Dagegen sind sie noch gar nicht bei Chryso- und Cryptomonadinen beobachtet, bei Dinoflagellaten recht zweifelhaft.

Die Phytomastiginen sind im Süßwasser und Meer in großer Artenzahl verbreitet. Vorwiegend Süßwasserbewohner sind die Chlamy-

domonadinen und Volvocineen. In sämtlichen Ordnungen gibt es nur wenige Parasiten, welche meist nicht sehr hoch an den Parasitismus angepaßt sind. Ich hebe als solche einige Dinoflagellaten und Euglenoidinen hervor.

## I. Ordnung:
## Chrysomonadina.

Die große Mehrzahl der Chrysomonadinen ist klein und sehr einfach gebaut. Doch kann man innerhalb der Ordnung eine zu komplizierter gebauten Formen aufsteigende Reihe erkennen. Als niedere Chrysomonadinen betrachten wir solche, welche eine nackte Plasmaoberfläche und dementsprechend veränderliche Umrisse, eventuell amöboide Beweglichkeit besitzen. Die höheren Formen zeigen eine fortschreitende Festlegung konstanter Eigenform, bedingt durch pelliculare Bildungen oder Hüllen verschiedener Art. Die meisten Formen sind einachsig gebaut, seltener sind dorso-ventral abgeplattete Arten.

Als Fortbewegungsorgane dienen Geißeln, welche in der Zahl von 1—2 am Vorderende des Körpers eingepflanzt sind. Pseudopodien kommen vor allem als Mittel zur Nahrungsaufnahme vor; manche Formen bewegen sich mit Hilfe von Lobopodien und Rhizopodien. Solche amöboide Formen sind meist Stadien im Lebenszyklus der Arten; in einigen Fällen stellen sie den erwachsenen Zustand dar.

Alle bisher im feineren Zellbau untersuchten Formen sind einkernig. Die Kerne sind klein und einfach gebaut: Karyosomkerne.

Die meisten Chrysomonadinen sind ausgesprochen autotroph. Die synthetischen Vorgänge werden durch Chromatophoren vermittelt, welche selten netzförmig, meist schüssel- bis scheibenförmig gestaltet sind. Ihr Farbstoff ist gelb resp. braun, selten erscheinen sie grünlich oder blaugrün. Die Zusammensetzung der Farbstoffe ist noch nicht genauer untersucht; für Chromulina Rosanoffii wird das Vorkommen von Chrysochlorophyll, Phytochrysin und Chrysoxanthophyll angegeben. Doch sind die Beziehungen dieser Farbstoffe zu den Chromophyllen anderer Organismen noch unerforscht.

Als Produkt des Stoffwechsels findet sich im Körper der Chrysomonadinen Leukosin (vgl. S. 107) und Fette, fast niemals Stärke.

Bei den Formen mit amöboider Beweglichkeit kommt neben der autotrophen Ernährung Aufnahme geformter Nahrung vor; solche Formen fressen Bakterien, einzellige Pflanzen und kleine Protozoen. Schlundbildungen sind bei ihnen nicht beobachtet worden. In einzelnen Fällen scheint ein vollkommener Uebergang zu tierischer Ernährungsweise sich vollzogen zu haben.

Dann sind auch die Chromatophoren verloren gegangen und auf diese Weise farblose Arten entstanden, denen zum Teil sogar die Stigmen fehlen. Solche Formen sind dann kaum oder gar nicht von Zoomastiginen zu unterscheiden, und wir dürfen wohl auch annehmen, daß manche niedere Protomonadinen auf diese Weise entstanden sind.

Kontraktile Vakuolen, meist am Vorderende gelegen, sind allgemein verbreitet. Bei höheren Formen finden sich Pusulensysteme.

Manche Arten vermögen in ruhendem, abgekugeltem Zustand lange zu leben und sich zu vermehren (Palmellastadien).

Koloniebildung ist häufig und führt oft zur Erzeugung von verzweigten Stöcken. Die Chrysocapsinen bilden im Palmellazustand dauernd solche Stöcke, welche bei den Hydruriden sogar in Wachstum usw. an höhere Algen erinnern.

Die Teilung vollzieht sich im beweglichen oder unbeweglichen Zustand. Geschlechtliche Vorgänge sind vollkommen unbekannt.

Rote Stigmen sind bei den begeißelten Formen sehr verbreitet und sitzen meist in der Region der Geißelwurzeln.

Bei einer Anzahl von Chrysomonadinen ist Cystenbildung beobachtet worden; die sehr feste Wandung dieser Dauercysten besteht aus Silikaten. Die Cystenwand entsteht innerhalb des Ektoplasmas als hohle Kugel, die an einer Stelle eine Oeffnung besitzt; nach Vollendung der außen oft skulpturierten Schale zieht sich das Ge-

Fig. 334.

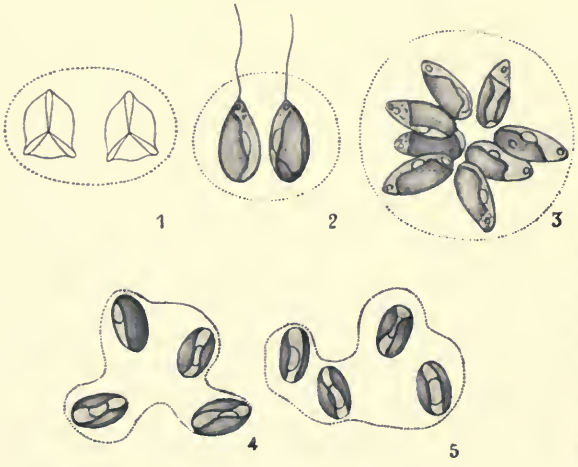



Fig. 335.

Fig. 334. Verschiedene Chrysomonadinen, kolonieartig in Gallerthüllen eingeschlossen. 1 Pyramidochrysis modesta Pasch., 2 und 3 Chromulina hokeana Pasch., 4 und 5 Ochromonas sociata Pasch. (Nach Pascher.)

Fig. 335. Chromulina sp. Zellbau nach gefärbtem Präparat. (Nach Doflein.)

samtplasma ins Innere der Cyste zurück, deren Porus durch einen Kieselsäurepfropfen verschlossen wird. Bei Formen mit ausgesprochener Hüllenbildung kann die Cyste innerhalb der Hülle entstehen.

Die Ordnung der Chrysomonadinen wird nach Senn in folgende drei Familien eingeteilt:

1) Chromulinidae mit einer Geißel,
2) Hymenomonadidae mit 2 Geißeln von gleicher Länge,
3) Ochromonadidae mit einer Haupt- und einer Nebengeißel.

Zu diesen vorwiegend in ihren Süßwasservertretern bekannten Familien kommen noch die ausschließlich im Meer vorkommenden

4) Silicoflagellidae Borgert mit gitterförmigem Kieselskelett und einer Geißel und
5) Coccolithophoridae Lohmann, ein- und zweigeißelige Formen, welche mit Schalen versehen sind, die aus Plättchen aus doppeltkohlensaurem Kalk gebildet werden.

Pascher teilt die Chrysomonadinen in Gruppen, welche hauptsächlich durch die erwachsenen Zustände und zwar vor allem hochdifferenzierter Arten charakterisiert sind.

Nach ihm wären folgende Unterordnungen zu unterscheiden:

1) Euchrysomonadina, bei denen das bewegliche „Monaden"-stadium vorherrscht, Pseudopodienbildung und Palmellen fakultativ vorkommen,
2) Rhizochrysidina, bei denen bisher nur amöboide Stadien bekannt sind,
3) Chrysocapsina, bei denen vorwiegend Palmellastadien, in Gallertlagern eingeschlossen, bekannt sind, während die begeißelten „Monaden"-Stadien nur fakultativ vorkommen.

Die erste dieser Unterordnungen umfaßt die Hauptmasse der drei Sennschen Familien, die dritte eine Gruppe, die Senn zu den Chromulinidae stellte, die zweite besteht aus früher unbekannten Formen. Auch in diesem System sind die marinen Formen nicht berücksichtigt.

Obwohl mir diese Einteilung keine vollkommen natürliche zu sein scheint, folge ich ihr, da sie den Vorzug hat, die für alle Flagellatengruppen so charakteristischen Beziehungen einerseits zu tierischen, andererseits zu pflanzlichen Organismen zu betonen.

1. Unterordnung:

### **Euchrysomonadina** Pascher.

Formen mit 1—2 Geißeln, bei denen die beweglichen Stadien vorherrschen; Fähigkeit zur Pseudopodienbildung allgemein verbreitet, bei manchen Formen sind die erwachsenen Stadien geißellos und haben nur Pseudopodien. Palmellen kommen bei manchen Arten vor. Zu den Euchrysomonadiden rechnen wir die fünf oben genannten Gruppen als Familien:

1) Chromulinidae,
2) Isochrysididae,
3) Euochromonadidae,
4) Silicoflagellidae,
5) Coccolithophoridae.

#### 1. Familie: **Chromulinidae** Senn.

Kleine Formen mit einer einzigen endständigen Geißel. Nur wenige Arten koloniebildend. Freischwimmende und festsitzende Formen, nackt oder mit Hüllen. Tentakelbildungen und Rhizopodien kommen vor, letztere bei manchen Formen nach Verlust der Geißeln als einzige Organe zur Nahrungsaufnahme dienend.

1. Unterfamilie: Chrysapsidinae Pascher. Arten mit netzförmigem oder diffusem Chromatophor. Stigma vorhanden, Vakuolen am Vorderende. Amöboid beweglich und zum Teil geformte Nahrung aufnehmend. Chrysapsis sagene und fenestrata Pascher (Fig. 337).

2. Unterfamilie: Euchromulininae Pascher. Chromatophoren scharf differenziert, platten- oder schalenförmig. Protoplasmakörper bei vielen Formen nackt und amöboid beweglich, bei anderen in zarten, vom Körper abstehenden Gehäusen oder in dicken Schalen eingeschlossen.

Chromulina ist eine artenreiche Gattung, die oft in großen Massen auftritt, so daß durch die Masse der Individuen das Wasser

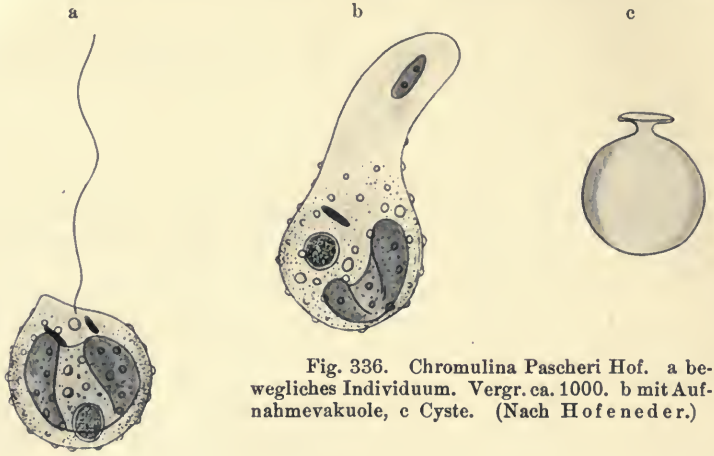



Fig. 336. Chromulina Pascheri Hof. a bewegliches Individuum. Vergr. ca. 1000. b mit Aufnahmevakuole, c Cyste. (Nach Hofeneder.)

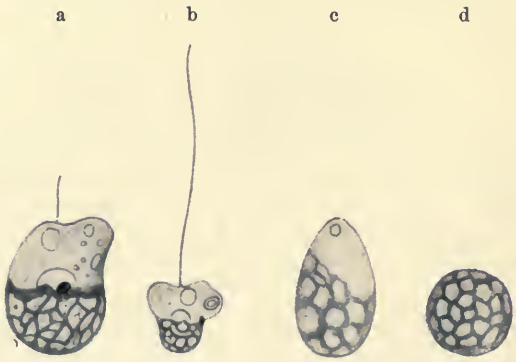



Fig. 337. a und b Chrysapsis sagene Pasch. c und d Chrysapsis fenestrata Pasch. (Nach Pascher.)

Fig. 338.

Fig. 339.

Fig. 338. Chromulina hokeana Pasch. Vorübergehende Koloniebildung. a 4, b 8 Individuen in gemeinsamer Gallertmasse. (Nach Pascher.)

Fig. 339. Chromulina pyrum Pasch. (Nach Pascher.)

von Tümpeln braun verfärbt wird oder dessen Oberfläche einen staubähnlichen, goldglänzenden Ueberzug erhält (Chr. Rosanoffii [Wor.]). Manche Arten sind amöboid beweglich (Chr. Pascheri Hof., Fig. 336). Chromatophoren sind 1—2 vorhanden. Palmellenstadien kommen oft in großen Massen in Gallerte eingehüllt vor (Ch. hokeana Pasch., Fig. 334 und 338). Es werden auch einige Formen mit derberer, oft eigenartig skulpturierter Hautschicht zur Gattung gerechnet (Ch. Pascheri Hof., Fig. 336, Ch. pyrum Pasch., Fig. 338).

Chrysococcus umfaßt Arten mit einer derben Schale, die nur am Vorderende eine feine Oeffnung für den Durchtritt der Geißel hat. Durch diese verläßt nach der Teilung, welche im Innern der Schale abläuft, der eine Sprößling als Chromulina-ähnlicher Schwärmer die Schale, um alsbald eine neue Schale zu bilden (Ch. rufescens Klebs, Fig. 340 a—d, Ch. ornatus Pasch., Fig. 340 e).

Lepochromulina calyx Scherff. (Fig. 341), eine gehäusebewohnende Form, die am Substrat festsitzt, ist meist von eigenartigen Exkretkörnern umgeben. Gehäuse besitzt auch Chrysopyxis, bei

Fig. 340.

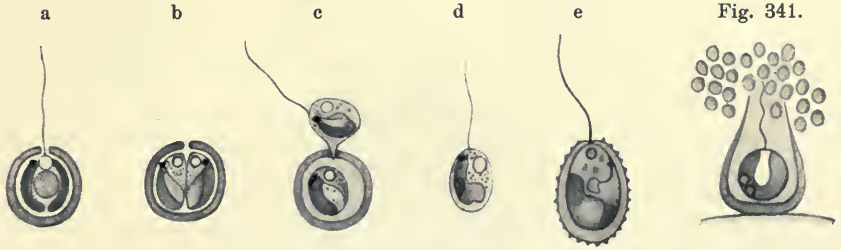



Fig. 341.



Fig. 340 a—d. Chrysococcus rufescens Klebs. a gewöhnliches Individuum, b und c Teilung, d junges Individuum noch ohne Schale. Vergr. 1100. (Nach Klebs.). e Chrysococcus ornatus Pasch. Vergr. 825. (Nach Pascher.)

Fig. 341. Lepochromulina calyx Scherff. Vergr. 1200. (Nach Scherffel.)

welcher Gattung manche Arten im erwachsenen Zustand geißellos sind und feine Rhizopodien aussenden (Ch. stenostoma Laut., Fig. 348, Ch. Iwanoffi Laut., Fig. 345 und 349). Festsitzend sind auch die eigenartigen Formen der Gattungen Pedinella, Cyrtophora und Palatinella, welche zum Teil kontraktile Stiele besitzen und um die Geißel einen Kranz von Pseudopodien oder Tentakeln aufweisen, mit dem sie Beute einfangen (Fig. 350).

3. Unterfamilie: Mallomonadinae Pascher. Die Unterfamilie umfaßt solitäre und koloniebildende Arten mit derber Hülle, welche dem Körper eng anliegt und oft sehr verschiedenartige Einlagerungen, Fortsätze u. dgl. aufweist. Pusulensystem am Vorderende, ziemlich kompliziert. Microglena punctifera Ehrbg., eine Form mit zahlreichen feinen Körnchen in der weichen Hülle (Fig. 333 a, S. 399); die Gattung Mallomonas, bestehend aus zahlreichen meist planktonischen Arten, deren starre Hülle mit dachziegelartig angeordneten Kieselschüppchen bedeckt, nicht selten mit abstehenden Kieselnadeln besetzt ist: Mallomonas caudata Iw. (Fig. 344), M. Ploesslii Perty (Fig. 343).

Chrysosphaerella longispina Lauterb. ist eine planktonische, in kleineren stehenden Gewässern und Seen vorkommende

Mallomonadine, welche kugelige Kolonien mit abstehenden Kieselstacheln bildet (Fig. 342).

### 2. Familie: **Isochrysididae** Pascher.

Die Familie umfaßt einzellebende und koloniebildende Formen mit zwei endständigen, gleichlangen Geißeln. Syncrypta volvox Ehrbg. bildet in Gallerte eingelagerte Kolonien. Die Gattung Derepyxis umfaßt urnen- oder flaschenförmige Gehäuse bewohnende Arten,

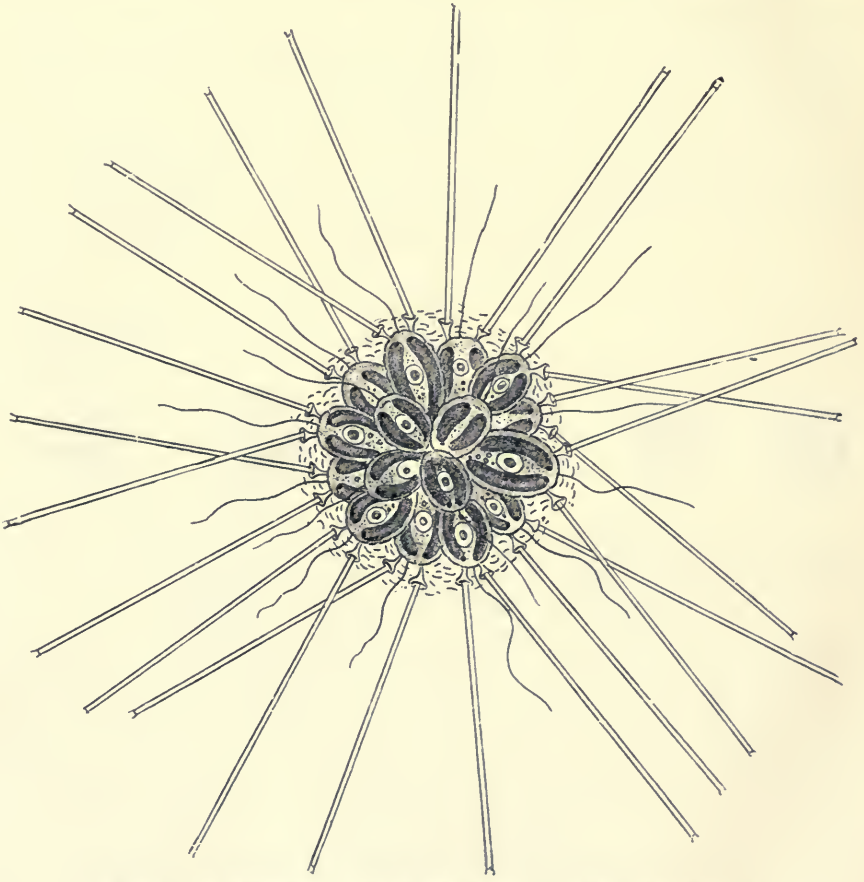


Fig. 342. Chrysosphaerella longispina Lauterb. (Nach Lauterborn.)

deren Protoplasmakörper oft mit feinen Fortsätzen an die abstehende Gehäusewand angeheftet ist, Derepyxis crater Pascher (Fig. 333 b, S. 399). Hymenomonas roseola Stein, eine nackte Form mit bräunlicher, zart gekörnelter Hülle (Fig. 346). Synura uvella Ehrbg. bildet meist kugelige Kolonieen (Fig. 347).

### 3. Familie: **Euochromonadidae** Pascher.

Einfach gebaute Chrysomonadinen mit zwei am Vorderende inserierenden Geißeln, von denen die eine (Hauptgeißel) länger ist als

die andere (Nebengeißel). Plasmaoberfläche zart, Tiere meist formveränderlich. Kontraktile Vakuole am Vorderende, einfach, keine

Fig. 343.

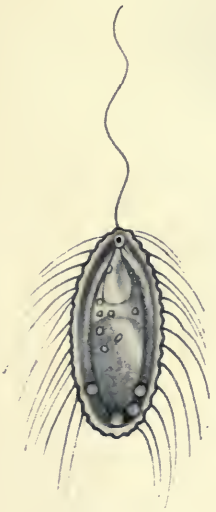


Fig. 344.

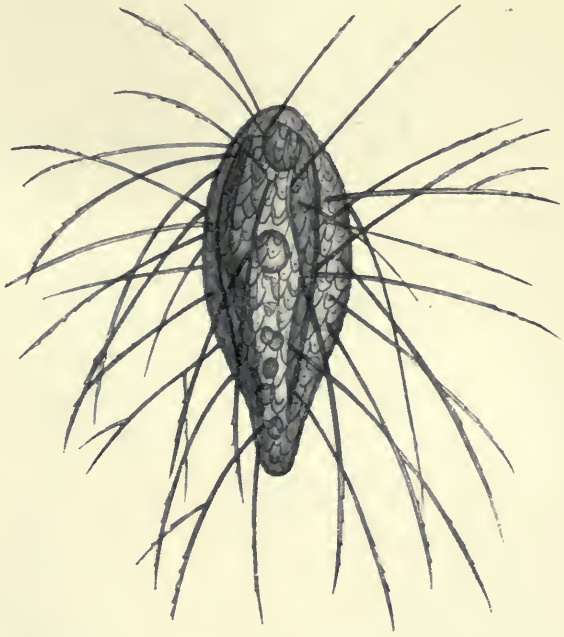


Fig. 343. Mallomonas Ploesslii Perty. Vergr. 1000. (Nach Klebs.)

Fig. 344. Mallomonas caudata Iwanoff. Mit Kieselborsten und -schuppen (abgeändert nach Pascher). Vergr. 900.

Fig. 345.

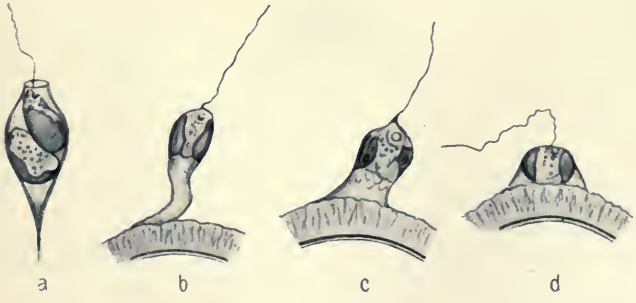



Fig. 356.

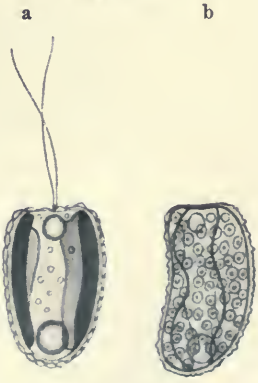



Fig. 345 a—d. Stadien der Entwicklung von Chrysopyxis Iwanoffi Laut. a Teilung im Gehäuse, Bildung des eingeißeligen Schwärmers, b und c dessen Wanderung auf den Algenfaden, d Festheftung. Vergr. 12. (Nach Iwanoff.)

Fig. 346 a und b. Hymenomonas roseola Stein. a ganzes Tier, b Hülle. Vergr. 700. (Nach Klebs und Pascher.)

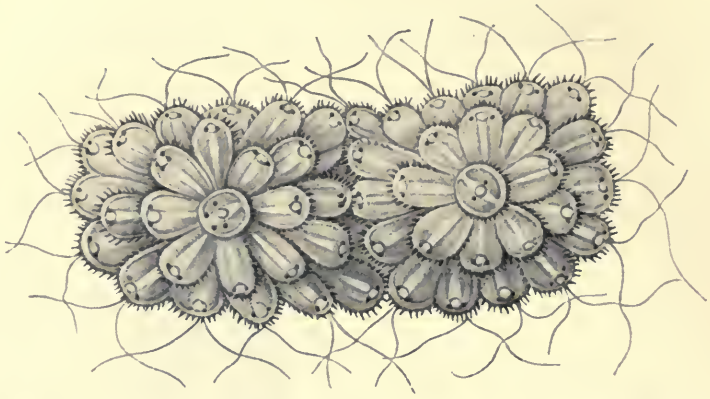


Fig. 347. Synura uvella Ehrbg. Kolonie in Teilung. (Nach Stein.)

Fig. 348.

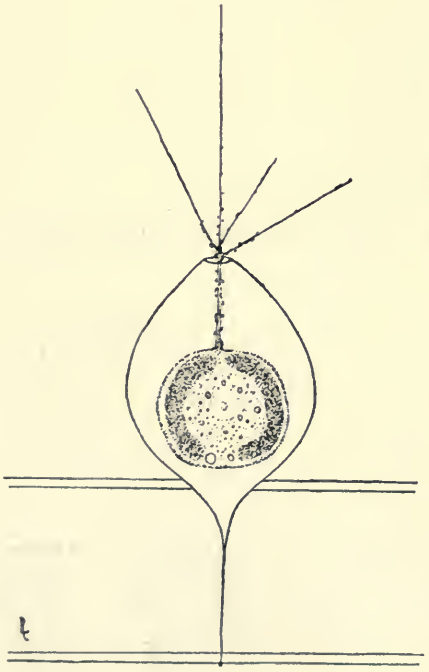


Fig. 349.

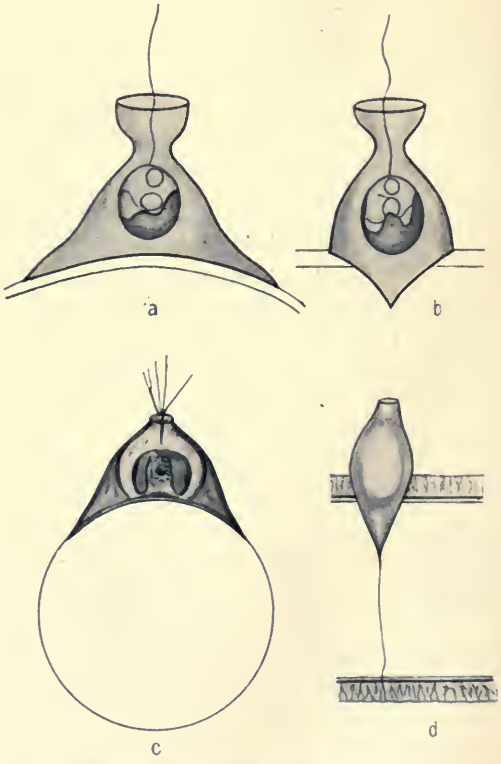



Fig. 348. Chrysopyxis stenostoma Laut. Vergr. 1600. (Nach Lauterborn.)

Fig. 349a—d. a Chrysopyxis cyathus Pascher von der Breitseite, b von der Schmalseite, c Chrysopyxis Iwanoffi Laut. von der Breitseite, d von der Schmalseite. Beide Arten mit dem Gehäuse Algen ringförmig umfassend. a und b Vergr. 900. (Nach Pascher.) c und d Vergr. 1200. (Nach Iwanoff.)

komplizierten Pusulensysteme. Bildung von Gehäusen, von sehr zarter Beschaffenheit und oft kompliziertem Bau verbreitet. Gehäuse vom Weichkörper abstehend. Viele Formen festsitzend. Koloniebildung verbreitet und oft zum Aufbau von komplizierten Stöcken führend. Fortpflanzung und Cystenbildung bei den meisten Arten noch unbekannt.

1. Unterfamilie: Ochromonadinae Pascher, nackte Formen mit meist zartem Oberflächenplasma, welche einzeln oder in Kolonien vorkommen. Ochromonas, einzellebende Formen, welche nach der Teilung vorübergehend Kolonien bilden können. Plasmahaut meist

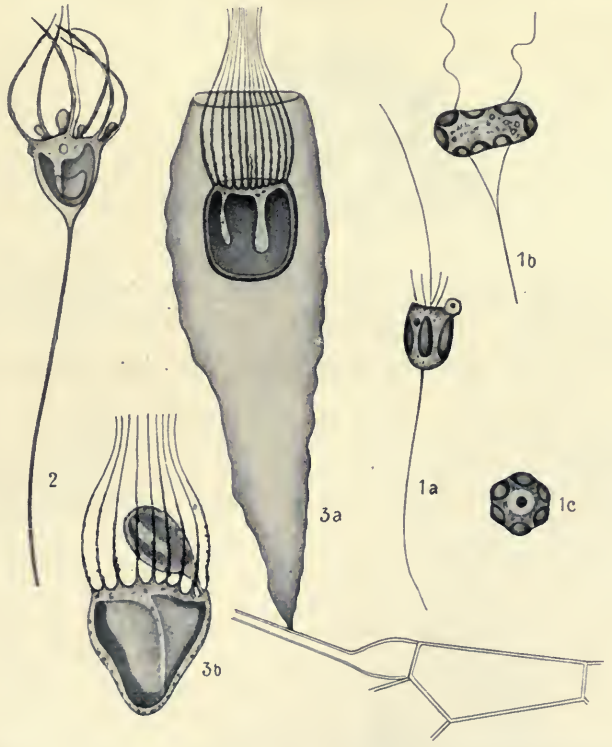



Fig. 350 1a, b und c, 2, 3a und b. 1a, b und c Pedinella hexacostata Wyssotzki. 2 Cystophora pedicellata Pascher. Vergr. 600. 3a und b Palatinella cyrtophora Laut. Vergr. 600. (Nach den Autoren.)

zart, manchmal derber und durch Warzen- und Vakuolenbildung ausgezeichnet. Die Teilung erfolgt frei oder in Gallertlagern. Hinterende bei vielen Arten stielähnlich ausziehbar und zum Festsetzen verwendet. Chromatophoren 1—2, Ernährung holophytisch, daneben Aufnahme geformter Nahrung, bei manchen Formen ausgesprochene Tendenz zu letzterer und zur Rückbildung der Chromatophoren. Ochromonas crenata Klebs (Fig. 353), O. sociata Pasch. (Fig. 334, 4 und 5), O. granulosa Meyer (Fig. 333c und d), Uroglenopsis europaea Pasch. in kugligen Kolonien (Fig. 352).

2. Unterfamilie: Lepochromonadinae Pasch. Individuen in zarten Gehäusen lebend, an deren Mündung oder in deren Grund sie

sitzen. Gehäuse oft kompliziert gebaut, Zuwachsringe, welche oft trichterförmig sich überragen, beim Wachstum ansetzend. Mit Stielen festsitzend oder freischwimmend. Sehr viele Arten planktonisch lebend. Stylopyxis mucicola Bol. mit urnenförmigem, gestieltem Gehäuse, Poteriochromonas stipitata Scherff. mit ausge-

Fig. 351. Fig. 352. Fig. 353.

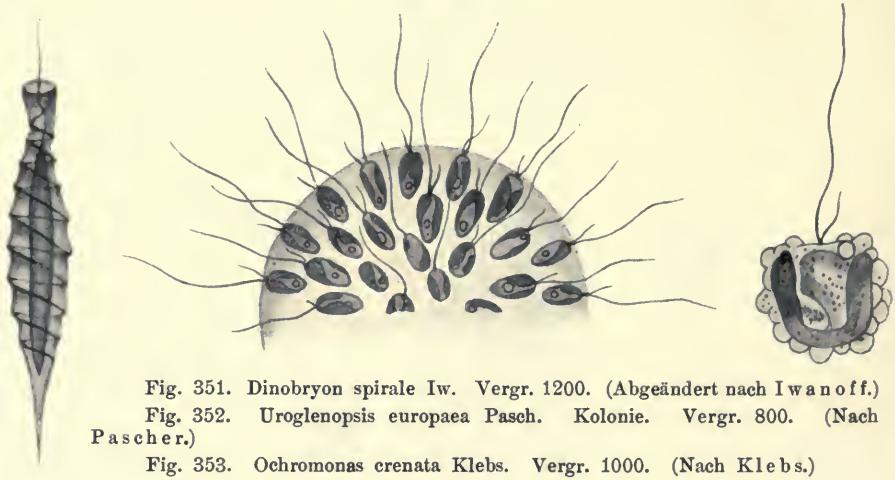


Fig. 351. Dinobryon spirale Iw. Vergr. 1200. (Abgeändert nach Iwanoff.)
Fig. 352. Uroglenopsis europaea Pasch. Kolonie. Vergr. 800. (Nach Pascher.)
Fig. 353. Ochromonas crenata Klebs. Vergr. 1000. (Nach Klebs.)

sprochener Fähigkeit zu tierischer Ernährung, amöboider Beweglichkeit, Neigung zur Farblosigkeit (Fig. 354).

Dinobryon, eine sehr arten- und formenreiche Gattung, mit einem aus Cellulose bestehenden Gehäuse von röhren-, spindel- oder

Fig. 354. Fig. 355.

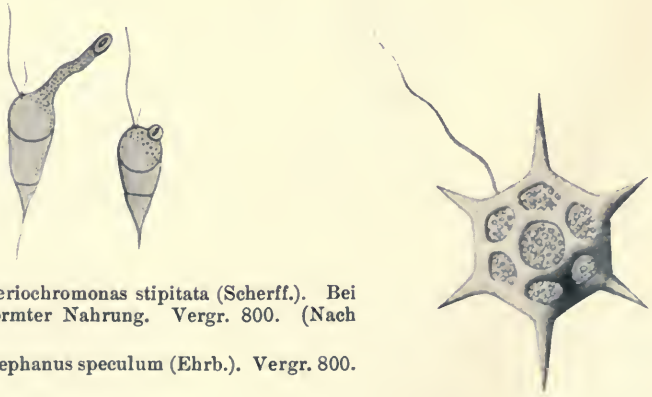


Fig. 354. Poteriochromonas stipitata (Scherff.). Bei der Aufnahme geformter Nahrung. Vergr. 800. (Nach Scherffel.)
Fig. 355. Distephanus speculum (Ehrb.). Vergr. 800. (Nach Borgert.)

urnenförmiger Gestalt, symmetrischem oder leicht asymmetrischem Bau, gerader oder schief abgeschnittener Mündung und oft spiraligen Oberflächenstrukturen. Einzellebend und koloniebildend, freischwimmend oder festsitzend. Die freischwimmenden Arten sind ein sehr charakteristischer Bestandteil unseres Süßwasserplanktons. Dino-

bryon tabellariae Pasch., D. spirale Iwanoff (Fig. 351), D. sertularia Ehrbg. (Fig. 356), Hyalobryon ramosum Lauterb. (Fig. 357).

### 4. Familie: **Silicoflagellidae** Borgert.

Bisher nur aus dem Meer, planktonisch bekannte Chrysomonadinen, welche im Bau und in der Eingeißeligkeit sich eng den Chromuliniden anschließen. Ein besonders auffälliges Merkmal ist die ge-

Fig. 356.

Fig. 357.

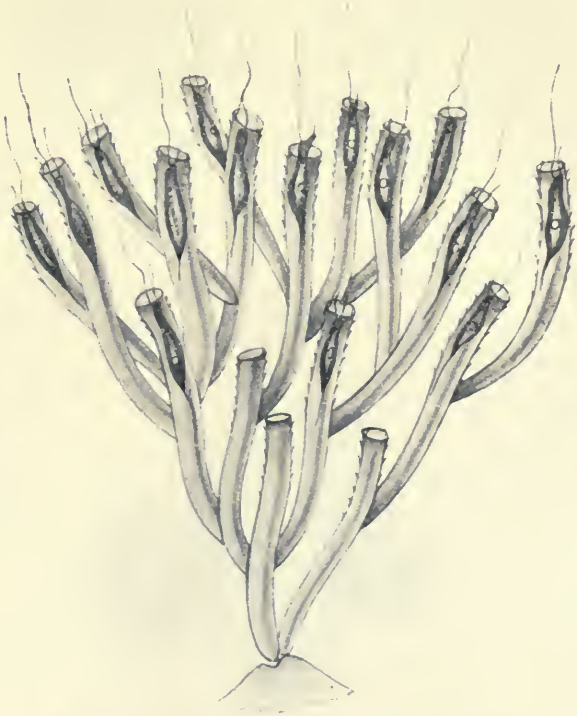


Fig. 356. Kolonie von Dinobryon sertularia Ehrb. Vergr. 1000. (Nach Senn aus Oltmanns.)

Fig. 357. Kolonie von Hyalobryon ramosum Laut. Vergr. 800. (Nach Lauterborn.)

gitterte Kieselschale, welche den Körper umhüllt. Die Gruppe ist noch sehr wenig untersucht; ihre selbständige Stellung im System ist nicht absolut gesichert. Doch ist die frühere Annahme, daß es sich um Stadien von Radiolarien handle, wohl sicher unrichtig. Distephanus speculum Ehrbg. (Fig. 355).

### 5. Familie: **Coccolithophoridae** Lohmann.

Die Familie besteht ebenfalls nur aus marinen, planktonischen Formen, vom typischen Bau von Chrysomonadinen mit 1—2 Geißeln.

Sie gehören zu den kleinsten Organismen des marinen Planktons, zugleich aber zu denjenigen, welche in der größten Individuenzahl vorkommen. Als autotrophe Formen spielen sie daher eine sehr große Rolle im Stoffwechsel des Meeres bei der Zusammensetzung der „Urnahrung". Von den übrigen Chrysomonadinen sind sie durch den Besitz einer Schale aus kohlensaurem Kalk unterschieden, welche aus zahlreichen kleinen Stücken von regelmäßiger Gestalt zusammengesetzt ist. Diese Skelettstücke bestehen entweder aus soliden Kalkscheiben mit wulstig verdickten Rändern (Discolithe) oder aus trichter- bis röhrenförmigen Gebilden, welche von einem Porus durchbohrt sind und an beiden Enden scheibenartige Verbreiterungen aufweisen können (Tremalithe). Die Skelettelemente waren infolge ihres massenhaften

Fig. 358.

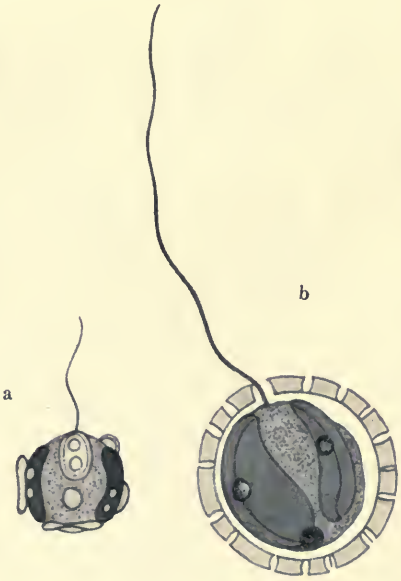



Fig. 359.

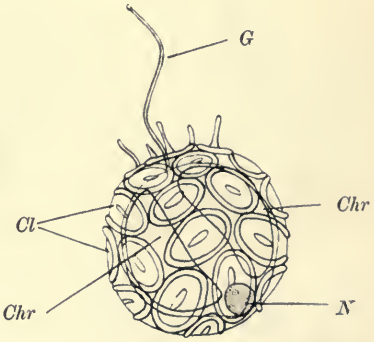



Fig. 358 a und b. a Pontosphaera Huxleyi, junges Individuum, Coccolithen außen der Zellmembran aufliegend. b Pontosphaera Haeckeli. Vergr. 2000. (Etwas abgeändert nach Lohmann.)

Fig. 359. Syracosphaera pulchra Lohm. *G* Geißel. *N* Kern. *Chr* Nierenförmige Chromatophoren. *Cl* Coccolithen, Schalenplättchen. (Nach Lohmann.)

Vorkommens im Meere und in Sedimenten früher bekannt als die sie erzeugenden Mastigophoren; sie wurden als Coccolithen bezeichnet, welcher Name auf die Bildung des Familiennamens von Einfluß war. Die Coccolithen können in Anpassung an die planktonische Lebensweise sehr merkwürdige Formen einnehmen, z. B. zu stachelartigen Bildungen werden, welche durch Erhöhung des Reibungswiderstandes das Schwebvermögen ihrer Träger steigern (Fig. 361, 362).

Die Ernährung ist im wesentlichen autotroph; nach den Abbildungen scheinen sich gelegentlich im Plasma geformte Nahrungskörper zu finden, über deren Aufnahme aber keine Beobachtungen vorliegen.

Im Innern des Plasmakörpers sind der kuglige Kern, zwei muldenförmige Chromatophoren, Oeltropfen und Klumpen einer Substanz, die möglicherweise Leukosin ist, enthalten. Eine Vakuole wird vielfach abgebildet, ob sie kontraktil ist, wird nicht angegeben. Im

Entoplasma entstehen auch die Coccolithen, um nachträglich bei Wachstum oder Vermehrung im Ektoplasma an der Oberfläche des Körpers ihre Stelle einzunehmen. Das geißeltragende Ende ist meist als Vorderende des Mastigophoren differenziert und trägt 1—2 Geißeln. Mit Lohmann teilen wir die Coccolithophoriden in zwei Unterfamilien, welche in Uebereinstimmung mit den von mir in der Syste-

Fig. 361.

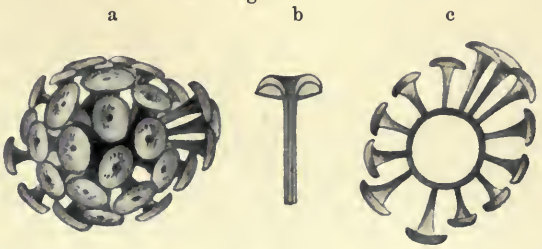



Fig. 360.

Fig. 362.

Fig. 360. Coccolithophora Wallichii Murr. Vergr. 1600. (Abgeändert nach Lohmann.)

Fig. 361 a—c. Discosphaera tubifer Murr. und Bl. a Seitenansicht der Schale, b einzelner Tremalith, c Durchschnitt der Schale. Vergr. 1200. (Etwas abgeändert nach Lohmann.)

Fig. 362. Michaelsarsia splendens Lohm. Vergr. ca. 3500. (Etwas abgeändert nach Lohmann.)

matik der Zoomastiginen durchgeführten Grundsätzen nicht nur durch die Geißelzahl charakterisiert sind, sondern durch andere Eigenschaften, in diesem Fall Skelettmerkmale.

1. Unterfamilie: Syracosphaerinae Lohm. enthält Formen mit 1—2 Geißeln, deren Schalen aus Discolithen, also undurchbohrten, einfach scheibenförmigen Elementen aufgebaut sind. Syracosphaera pulchra Lohm. (Fig. 359), Pontosphaera Huxleyi, P. Haeckeli usw. (Fig. 358 a und b).

2. Unterfamilie: Coccolithophorinae Loh. An das Planktonleben hochangepaßte Formen mit einer Geißel und einer aus durchbohrten, vielgestaltigen Stücken, den Tremalithen, zusammengesetzten Schale. Coccolithophora Wallichii mit spiraliger Anordnung der Tremalithen (Fig. 360), Discosphaera tubifer Murr. und Bl. (Fig. 361) mit trichterförmigen Schalenstücken, Michaelsarsia splendens Lohm. mit langen Schwebstacheln (Fig. 362).

## 2. Unterordnung:
## **Rhizochrysidina** Pascher.

Es ist dies eine nur vorläufig aufrecht zu erhaltende Abteilung des Systems, in welcher Formen mit gelben Chromatophoren zusammengefaßt sind, welche bisher nur in amöboidem Zustand bekannt sind. Daß möglicherweise begeißelte Stadien oder Zustände noch gefunden werden können, darauf weist das Vorkommen von solchen bei

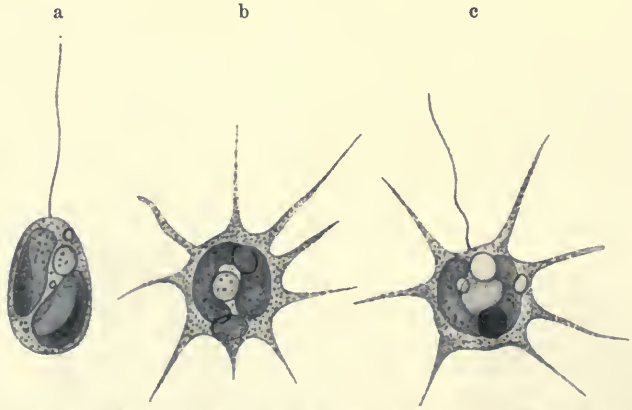



Fig. 363 a—c. Chrysamoeba radians Klebs. a Monadenstadium, b Amöbenstadium, c Mastigamöbenstadium. Vergr. 1000. (Nach Klebs.)

Chrysamoeba radians Klebs (Fig. 363) hin. Wir sahen ja auch, daß sehr viele Euchrysomonaden amöboide Beweglichkeit besitzen. Mit Hilfe der Pseudopodien nehmen die Rhizochrysidinen geformte Nahrung, Bakterien und kleine Protisten auf; daneben sind sie durch ihre Chromatophoren zum synthetischen Aufbau organischer Substanz befähigt. Daß die Gruppe sicher unnatürlich ist, beweist das Vorkommen gehäusebewohnender Formen neben den nackten, welch erstere sich oft eng an Euchrysomonaden anschließen. Einzelne Formen zeigen die Tendenz, zur rein tierischen Ernährung überzugehen und die Chromatophoren zu verlieren.

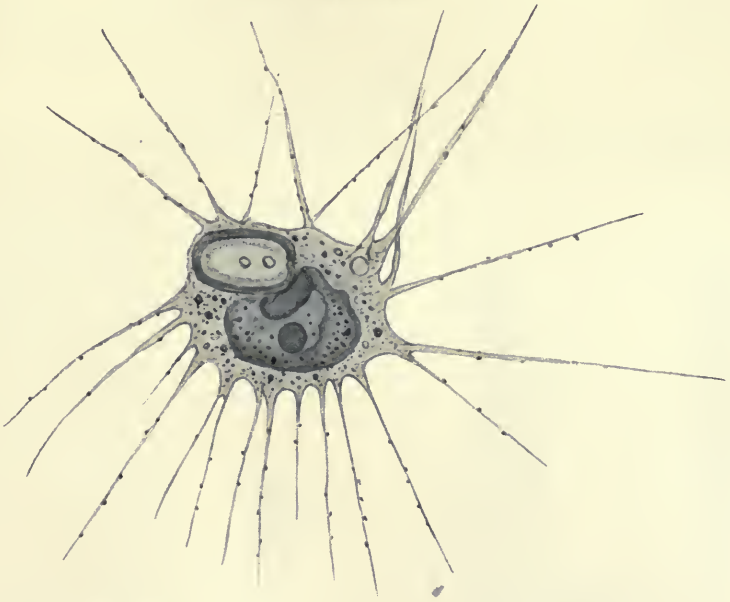
Wie die ganzen Chrysomonadinen, so ist speziell diese Gruppe von größtem Interesse, weil sie zahlreiche Anknüpfungspunkte zur Organisation niederer tierischer Protisten bietet.

Wir führen hier als vermittelnde Form zunächst Chrysamoeba radians Klebs an, welche sowohl als bewegliche, eingeißelige Chrysomonade vom Typus einer Chromulina, mit einer vorn gelegenen kontraktilen Vakuole und zwei großen Chromatophoren vorkommt, als auch amöboid beweglich werden kann. Sie verliert dann die Geißel

vollkommen und sendet strahlenförmig nach allen Seiten feine Pseudopodien aus (Fig. 363). Eigentliche Rhizochrysidinen sind die Gattungen Rhizochrysis Pasch., Chrysidiastrum Lauterb. und Chrysostephanosphaera Scherff.

Rhizochrysis (Rh. Scherffeli Pasch., Fig. 364) hat lange, feine, oft verzweigte Rhizopodien mit Achsenfaden, kontraktile Vakuolen,

Fig. 364 a.



1—2 Chromatophoren, teilt sich in freiem und encystiertem Zustand. Chrysostephanosphaera globulifera Scherff. kommt sowohl in freiem amöboiden Zustand als auch in scheibenförmigen, kranzartigen Gallertkolonien vor. Pascher rechnet auch die gehäusebewohnenden Gattungen Stylococcus und Lagynion hierher.

Fig. 364 b.

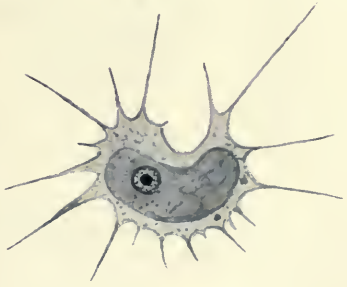


**Fig. 364 a und b. Rhizochrysis Scherffeli Pasch. a nach dem Leben. b nach gefärbtem Präparat. Vergr. 1200. (Nach Doflein.)**

### 3. Unterordnung:

### **Chrysocapsina** Pascher.

In allen Gruppen der Chrysomonadinen kommt Palmellabildung vor. Sie ist besonders charakteristisch für die Chrysocapsinen, deren wichtigste und andauerndste Stadien Palmellen sind. Sie sind stets in Gallertlagern kolonial vereinigt, innerhalb deren sie in ruhendem Zustand sich durch Zweiteilung vermehren; beim Freiwerden bilden

einzelne Individuen eine Geißel aus, um als Schwärmer zur Ausbreitung der Art beizutragen. Auch hier handelt es sich wahrscheinlich um eine unnatürliche Gruppe, in welcher Formen aus verschiedenen Abteilungen der Chrysomonadinen zusammengepreßt sind, die in kolonialem Verband ein algenähnliches Wachstum aufweisen und so durch Konvergenz einander ähnlich sind.

### 1. Familie: **Chrysocapsidae** Pasch.

Formen, welche kugelige, ellipsoidische oder kranzförmige Gallertlager (Chrysocapsa), die manchmal verästelt sind (Phaeosphaera), bilden.

### 2. Familie: **Hydruridae** Klebs.

Formen von ausgesprochen algenähnlichem Wachstum der Stöcke. Sie bilden in rasch fließenden Gewässern moosähnlich aussehende Ueberzüge, welche aus den verzweigten Lagern von 1 bis 30 cm Länge bestehen (Fig. 365 a). In deren Gallerte erkennt man unter dem Mikroskop, an der Peripherie hauptsächlich zusammengedrängt, die gelbbraunen, rundlichen bis ellipsoidischen Individuen, mit Chromatophor, kontraktiler Vakuole, Leukosinballen. Jeder Zweig endet mit einer „Scheitelzelle", die sich längs teilt, wobei die neue Tochterzelle nach abwärts geschoben wird und zur Verdickung des Aestchens beiträgt, während die andere als neue Scheitelzelle das Spitzenwachstum weiterführt (Fig. 365 b). Vermehrung der Lager findet durch gelegentliches Ausschwärmen der Teilungsprodukte aller Zellen statt. Die Schwärmer haben Tetraëderform, sind an den Ecken etwas metabolisch, mit einer Geißel und einem Chromatophor versehen (Fig. 365 c). Beim Festsetzen bilden sie einen Gallertzylinder und beginnen durch Teilung das Wachstum eines neuen Stockes. Einzelne Individuen können sich mit Gallerte umhüllen und eine Kieselschale ausscheiden, welche ungefähr kuglig ist, einen äquatorialen Halbring und am Pol einen typischen Pfropfenverschluß besitzt (Fig. 365 d und e). Hydrurus foetidus Kirchner.

Fig. 365 a—e. Hydrurus foetidus Kirchner. a Habitusbild, b Spitze eines Zweiges, c Schwärmer, d Cyste von der Seite, e von der Fläche. (a nach Kirchner, b—e nach Klebs.)

II. Ordnung:

## Cryptomonadina Stein.

Wie die Chrysomonadinen sind auch die Cryptomonadinen ziemlich kleine Mastigophoren; die meisten haben einen Längsdurchmesser von nur 10—20 μ, nur wenige erreichen 40—80 μ Länge. Von den Chrysomonadinen sind sie durch die viel konstantere Eigenform unterschieden; amöboide Beweglichkeit ist bei keiner Form bekannt, auch metabolische Formänderung ist selten. Die Oberfläche des Körpers ist eine bald sehr zarte, bald derbere Pellicula.

Der Bau der meisten Cryptomonadinen ist ausgesprochen dorsoventral; viele Formen sind von den Seiten her abgeplattet. Die eine meist etwas gewölbte Schmalseite bezeichnen wir als Rückenseite, da sie bei auf einer Unterlage kriechenden Formen nach oben gekehrt wird. An der meist flacheren Bauchseite verläuft eine schief über das Vorderende hinziehende Furche, welche dem Bau des ganzen Tiers eine ausgesprochene Asymmetrie aufprägt.

Diese Furche ist am Vorderende in der Mittellinie häufig zu einem mulden- oder röhrenförmigen Schlund eingesenkt, welcher tief in den Plasmaleib sich erstrecken kann. Im Schlund oder in der Furche finden sich bei vielen Arten stäbchenförmige, stark lichtbrechende Gebilde, welche beim Zusatz von Reagentien in Fadenform ausgestoßen werden, und die man neuerdings als Trichocysten deutet. Ihre Bedeutung für ihre Träger ist noch vollkommen unbekannt. In der Furche oder am Eingang des Schlundes inserieren die zwei Geißeln, welche oft bandförmig sind, und von denen die eine etwas größer als die andere zu sein pflegt.

Diese Geißeln vermitteln in der Hauptsache die Bewegung, welche bei vielen Formen freies Schwimmen, bei anderen eine Art Kriechen auf der Unterlage ist. Bei letzterer Bewegungsart erfolgen geradezu hüpfende Bewegungen und es sollen Körperkontraktionen vorkommen.

Die Mehrzahl der Cryptomonadinen ist autotroph. Sie besitzen 1—2 Chromatophoren, selten mehr, welche scheiben-, mulden- oder bandförmig sind. Die Farbe der Chromatophoren ist gelb, braun, rotbraun, rötlich, blau, blaugrün oder grün; oft schwankt sie bei der gleichen Art. Sie beruht wohl auf dem Vorhandensein verschiedener Farbstoffe, welche in verschiedener Menge vorhanden sein können. Sie sind noch nicht genauer untersucht, verhalten sich aber offenbar ähnlich wie diejenigen der Dinoflagellaten und Diatomeen.

Pyrenoide (vgl. S. 81) von kugeliger Form, umhüllt von schalenförmigen Ausscheidungen von Assimilaten, kommen in der Ein- und Mehrzahl vor. Assimilationsprodukt ist bei den höheren Formen Stärke, bei anderen „amyloide Verbindungen“. Fette und Oele kommen auch vor, speziell bei den tierisch sich ernährenden Arten. Solche nehmen durch den Schlund Bakterien und kleine Protisten auf. Auch saprosmische Ernährung scheint vorzukommen, wie denn überhaupt viele Cryptomonadinen mit Vorliebe in Wasser leben, welches organische Substanzen gelöst enthält.

Der Kern, meist im mittleren oder hinteren Teil des Körpers gelegen, ist kugelig, bläschenförmig. Bei allen bisher untersuchten Formen ist er ein Karyosomkern, doch scheint er bei höheren Formen etwas komplizierter gebaut zu sein.

Einzelne Arten besitzen in der Nähe der Geißelbasis ein Stigma. Kontraktile Vakuolen, eine oder mehrere, liegen dorsal am Vorderende.

Die Teilung erfolgt als Längsteilung in beweglichem oder unbeweglichem Zustand. Sie ist noch nicht genauer untersucht, erfolgt aber scheinbar in der medianen Symmetrieebene. Geschlechtliche Vorgänge sind unbekannt.

Palmellenbildung und Bildung von Gallertlagern kommt vor. Die Phaeocapsales leben dauernd im Palmellenzustand, um nur zur Vermehrung sich in Cryptomonadenschwärmer umzuwandeln. In Gallertlagern zeigen sie ein koloniales Wachstum in einfachen und verzweigten Fäden.

Die Cysten, meist kugelig, haben eine cellulosehaltige Hülle; bei Formen mit derber Pellicula können die Tiere sich innerhalb von ihr encystieren.

Die Cryptomonadinen sind im Meer- und Süßwasser weit verbreitet; wie schon früher erwähnt wurde (S. 84), kommen sie in marinen Organismen vielfach als Symbionten vor.

### 1. Familie: **Eucryptomonadidae** Pascher.

Bewegliche, geißeltragende Formen, welche nur gelegentlich Palmellastadien bilden.

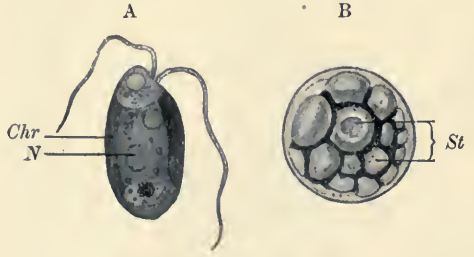



Fig. 366 A und B. Chrysidella Schaudinni. Zooxanthelle aus Peneroplis pertusus. A Ausgeschwärmt. B Innerhalb des Foraminifer. *Chr* Chromatophor. *N* Kern. *St* Stärke. (Nach Winter.)

Die 1. Unterfamilie: Cryptomonadinae, umfaßt Arten, deren schief abgestutztes Vorderende die beiden Geißeln trägt. Die Furche verläuft schief über das Vorderende. Die Chromatophoren können gelb, braun, rot, grün, blaugrün und blau sein oder fehlen. Niedere Formen haben keinen Schlund.

Cryptochrysis mit braunen oder olivgrünen, C. commutata Pasch. (Fig. 370b), Rhodomonas Karsten mit roten, Cyanomonas Oltmanns mit blauen Chromatophoren Rh. baltica Karsten, Rh. pelagica Lohm. (Fig. 367) marin.

Die Gattung Chrysidella Pascher umfaßt bisher zu Cryptomonas gerechnete Arten, welche in Foraminiferen, wahrscheinlich auch in Radiolarien, Spongien, Aktinien, Medusen usw. symbiotisch leben. Es sind dies die sogenannten Zooxanthellen, welche wir oben S. 84 schon besprochen und in ihrer biologischen Bedeutung gewürdigt haben. Die meisten dieser Formen sind noch nicht genauer untersucht. Sie haben gelbe oder braune Chromatophoren und erzeugen als Assimilationsprodukt echte Stärke. Chrysidella nutricola (Brandt) in Radiolarien, Ch. Brandtii (Schaudinn) in dem Rhizopoden Trichosphaerium Sieboldi, Ch. Schaudinni (Winter) in dem Foraminifer Peneroplis pertusus (Fig. 366).

Wyssotzkia (W. biciliata Wyss.) ist eine marine Gattung, sehr metabolisch und ernährt sich neben der autotrophen Versorgung durch Aufnahme geformter Nahrung.

Die höheren Formen besitzen einen deutlichen Schlund, 2—3 kontraktile Vakuolen im Vorderende und sind auch sonst komplizierter gebaut. Cryptomonas hat grüne bis blaugrüne, seltener rötliche Chromatophoren. Cryptomonas erosa Ehrbg., Cr. ovata Ehrbg. (Fig. 368a), Cr. compressa Pasch.

Fig. 367. Rhodomonas pelagica Lohm. Vergr. 1500. (Nach Lohmann.)

Hierher gehören auch farblose, chromatophorenlose Gattungen, so Chilomonas (Ch. paramaecium Ehrbg., Fig. 368b) mit tiefem, engem Schlund. Ernährung saprosmisch, Assimilationsprodukt Stärke, welche in zahlreichen polygonalen Körnern den Körper oft dicht erfüllt. Oft massenhaft in faulendem Sumpfwasser auftretend. Cyathomonas (C. truncata Ehrbg., Fig. 369) hat einen tiefen, weiten, von einem Schlundring umfaßten Schlund. Körperchen in diesem Ring werden als Trichocysten gedeutet. Die Hautschicht ist fest und enthält angeblich Fibrillen. Ernährung durch geformte Nahrung: Bakterien, einzellige Algen, kleine Protozoen.

Fig. 368.

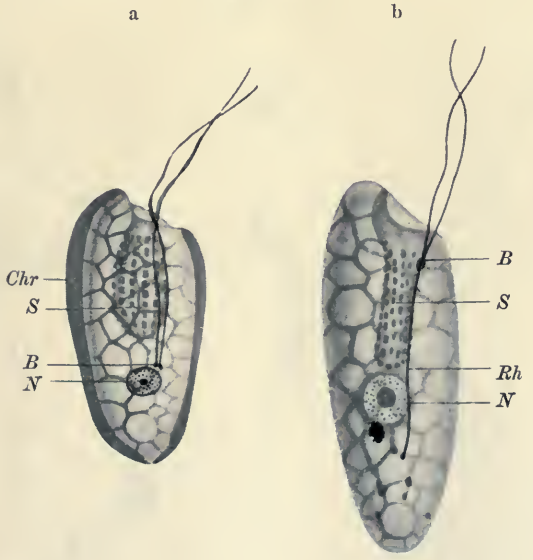



Fig. 369.

Fig. 368a und b. a Cryptomonas ovata Ehrb., b Chilomonas paramaecium Ehrb. *Chr* Chromatophor, *B* Basalkorn, *N* Kern, *S* Schlund, *Rh* Rhizoplast. Vergr. 1000. (Nach Doflein.)

Fig. 369. Cyathomonas truncata Ehrb. Vergr. 1000. (Nach Doflein.)

2. Unterfamilie: Nephroselmidinae Pascher, umfaßt Cryptomonadinen mit äquatorialer Furche. Die Organismen sind infolgedessen bohnen- oder nierenförmig. In der Furche entspringen die beiden Geißeln, von denen die eine nach vorn, die andere nach hinten gerichtet ist. Es sind seltene, wenig studierte, kleine Formen von 15—25 μ Längsdurchmesser.

Protochrysis (P. phaeophycearum Pascher, Fig. 370) hat eine deutliche Furche, keinen Schlund, ein Stigma, 1—2 braungelbe Chro-

Fig. 370.

Fig. 371.

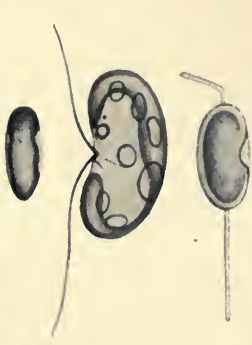



Fig. 370 a und b. a Protochrysis phaeophycearum Pasch. Vergr. 1200. b Cryptochrysis commutata Pasch. Vergr. 1000. (Nach Pascher.)

Fig. 371 a—c. a und b Nephroselmis olivacea Stein. a Umriß des optischen Querschnitts. b Exemplar von der Seite. Vergr. 1000. c Sennia commutata Pasch. Auf der Unterlage kriechend. (a und b nach Pascher, c nach Senn.)

Fig. 372.

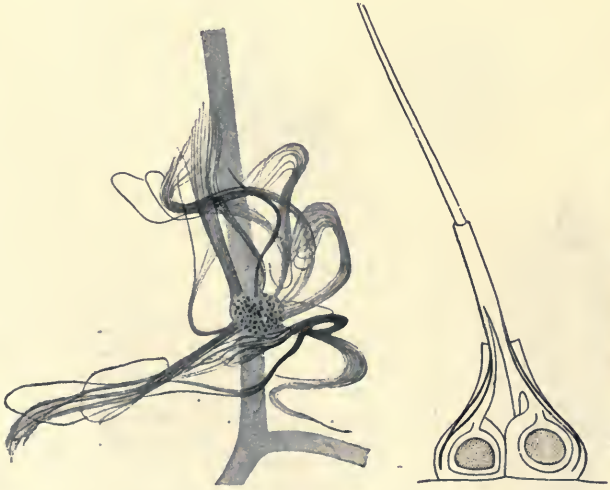



Fig. 372 a und b. Naegeliella flagellifera Correns. a Lager mit langen Haarbüscheln. Schwach Vergr. b kleines Lager im optischen Schnitt. Vergr. 800. (Nach Correns.)

Fig. 373.

Fig. 373 a—d. Phaeothamnion confervicolum Lagerheim. a kleines Lager, b dessen Basalzelle, c Palmellazustand, d Schwärmer. Vergr. 900. (Nach Borzi.)

matophoren, ein zentrales Pyrenoid, zwei in der Nähe der Furche gelegene kontraktile Vakuolen. Die Teilung findet im Ruhezustand in Gallerthülle statt.

Nephroselmis (N. olivacea Ehrbg.) hat eine schwache Furche, dagegen einen deutlichen Schlund, bräunlich-grünes schalenförmiges Chromatophor, ein zentrales Pyrenoid. Die Teilung findet wahrscheinlich im beweglichen Zustand statt. Kein Stigma, wohl aber oft rote Oeltröpfchen (Fig. 371 a und b). Wahrscheinlich verwandt ist die öfter mit ihr verwechselte Sennia commutata Pascher (Fig. 371 c).

### 2. Familie: **Phaeocapsidae** Pascher.

Wie bei den Chrysomonadinen, so finden wir auch bei den Cryptomonadinen einen extremen Zweig, der in dem Vorherrschen von Palmellastadien und den Wachstumsformen der kolonialen Verbände an höhere Algen erinnert, ja vielleicht sogar einen Uebergang zu Braunalgen bildet. Als Cryptomonadinen unterscheiden sich diese Formen von solchen von ähnlichem Habitus durch die kohlehydratartigen Assimilationsprodukte (jedoch Naegeliella!) und den Cryptomonaden entsprechenden Bau der Schwärmer.

1. Unterfamilie: Phaeocapsinae Pascher mit der einzigen Gattung und Art Naegeliella flagellifera Correns (Fig. 372); diese erzeugt Lager aus Gallerte, die festsitzen oder frei schwimmen; die Einzelindividuen sind in Gallerthüllen eingeschlossen, welche lange faden- oder röhrenförmige Fortsätze bilden. Teilung im ruhenden Zustand und Bildung von Schwärmern beobachtet.

2. Unterfamilie: Phaeothamninae Pascher. Auf Algen in fadenförmigen, wenig verzweigten Lagern wachsend, deren zylindrische Einzelindividuen sich auch abkugeln und als Palmellen sich mit einer verschleimenden Membran umhüllen können. Schwärmer mit Stigma. Ebenso die angeblichen Gameten. Phaeothamnion confervicolum Lagerh. (Fig. 373), Phaeoplax marina Reinisch, Phaeococcus Clementi (Men.). Letztere Form lebt auf feuchter Erde.

Phaeocystis Poucheti Lagerh. bildet hohle, gelappte Blasen, deren gallertige Wände eine Flüssigkeit umschließen, marin und planktonisch.

## III. Ordnung:

## **Dinoflagellata** Stein.

Die Dinoflagellaten oder Peridineen (früher in irrtümlicher Deutung ihrer Organisation Cilioflagellaten genannt) bilden eine scharf umschriebene Gruppe unter den Mastigophoren, welche besonders im Meer, aber auch im Süßwasser durch zahlreiche Formen vertreten ist. Bisher wurden sie meist als Klasse oder Unterklasse des Systems bezeichnet. Wenn sie auch eine sehr geschlossene Gruppe darstellen, deren höher stehende Vertreter eine sehr hohe Organisation besitzen, scheint es mir nicht richtig, ihnen eine andere Stellung im System anzuweisen als den Chrysomonadinen und Cryptomonadinen. Von letzteren sind sie wohl abzuleiten oder sie haben mit ihnen einen gemeinsamen Ursprung; sie sind in den Grundzügen der Organisation sehr gleichartig. Besonders charakteristisch für die typischen Dino-

flagellaten ist ihr Geißelapparat, die Panzerung des Körpers und bei der Mehrzahl der Oberflächenformen der Besitz von Chromatophoren.

Die Geißeln sind ähnlich wie diejenigen der Cryptomonadinen bandförmig und stets in der Zweizahl vorhanden. Bei den typischen Formen haben sie eine sehr charakteristische Lagerung, welche bei den primitiven Formen wenigstens angebahnt wird. Bei den ersteren entspringen die Geißeln stets nahe beieinander in der Mitte des Körpers. Die eine von ihnen, die Längsgeißel, ragt als

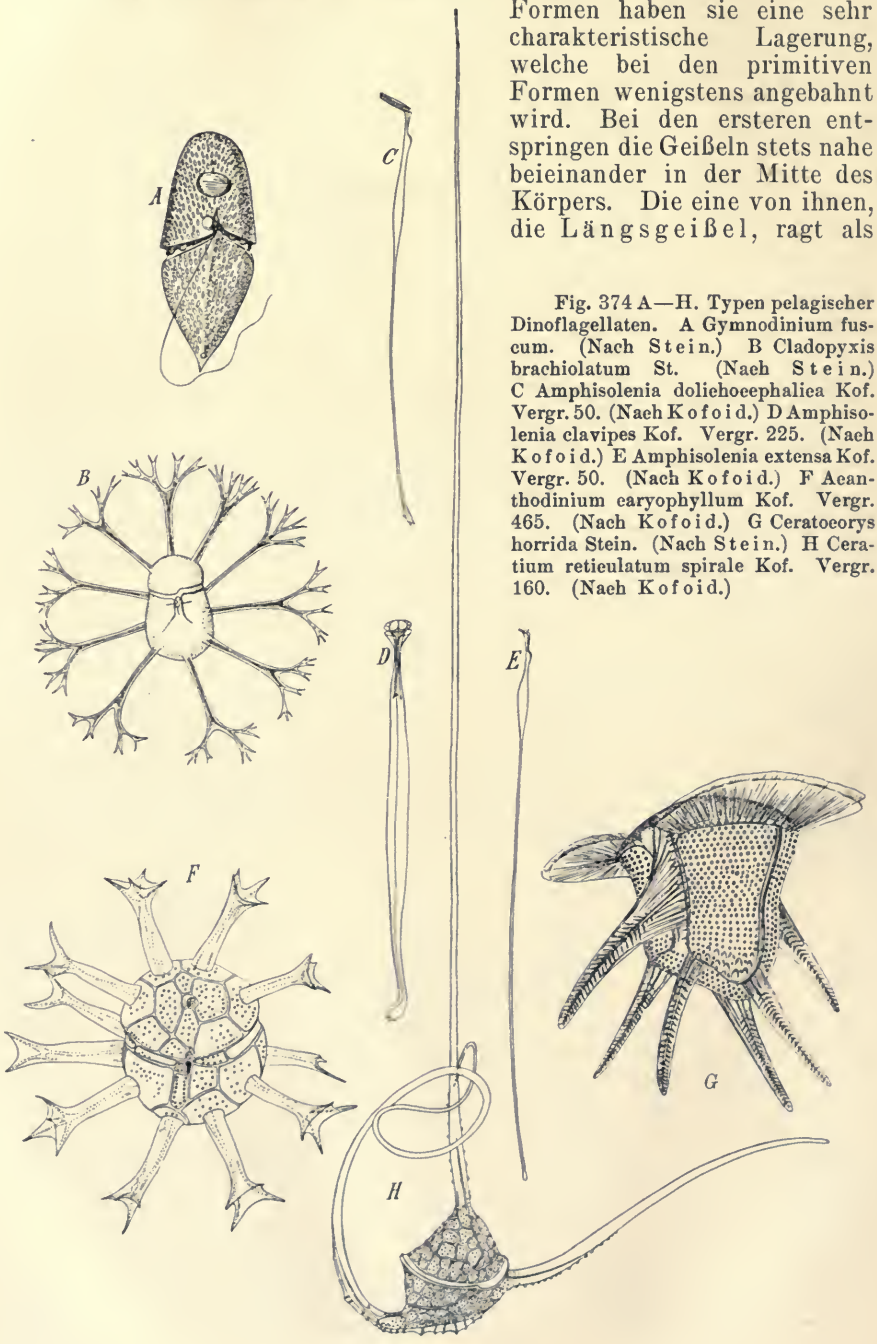



Fig. 374 A—H. Typen pelagischer Dinoflagellaten. A Gymnodinium fuscum. (Nach Stein.) B Cladopyxis brachiolatum St. (Nach Stein.) C Amphisolenia doliehoecephalica Kof. Vergr. 50. (Nach Kofoid.) D Amphisolenia clavipes Kof. Vergr. 225. (Nach Kofoid.) E Amphisolenia extensa Kof. Vergr. 50. (Nach Kofoid.) F Acanthodinium caryophyllum Kof. Vergr. 465. (Nach Kofoid.) G Ceratoeorys horrida Stein. (Nach Stein.) H Ceratium reticulatum spirale Kof. Vergr. 160. (Nach Kofoid.)

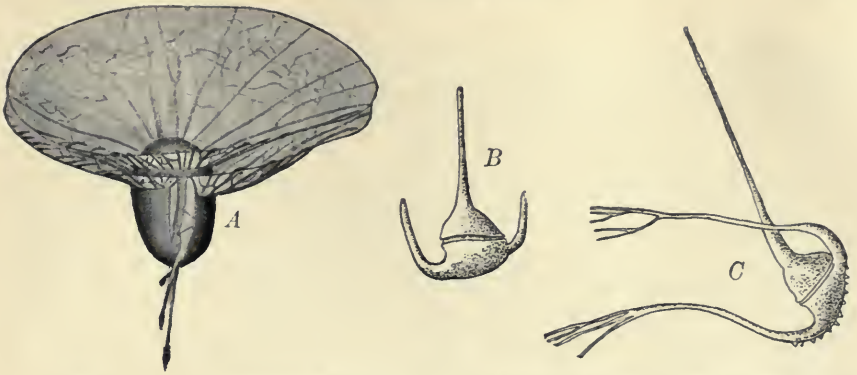



Fig. 375 A—C. Weitere Formen von Planktondinoflagellaten. A Ornithocercus splendidus Schütt. B Ceratium tripos O. F. M. C Ceratium sp. Vergr. 125. (Nach Schütt aus Strasburger.)

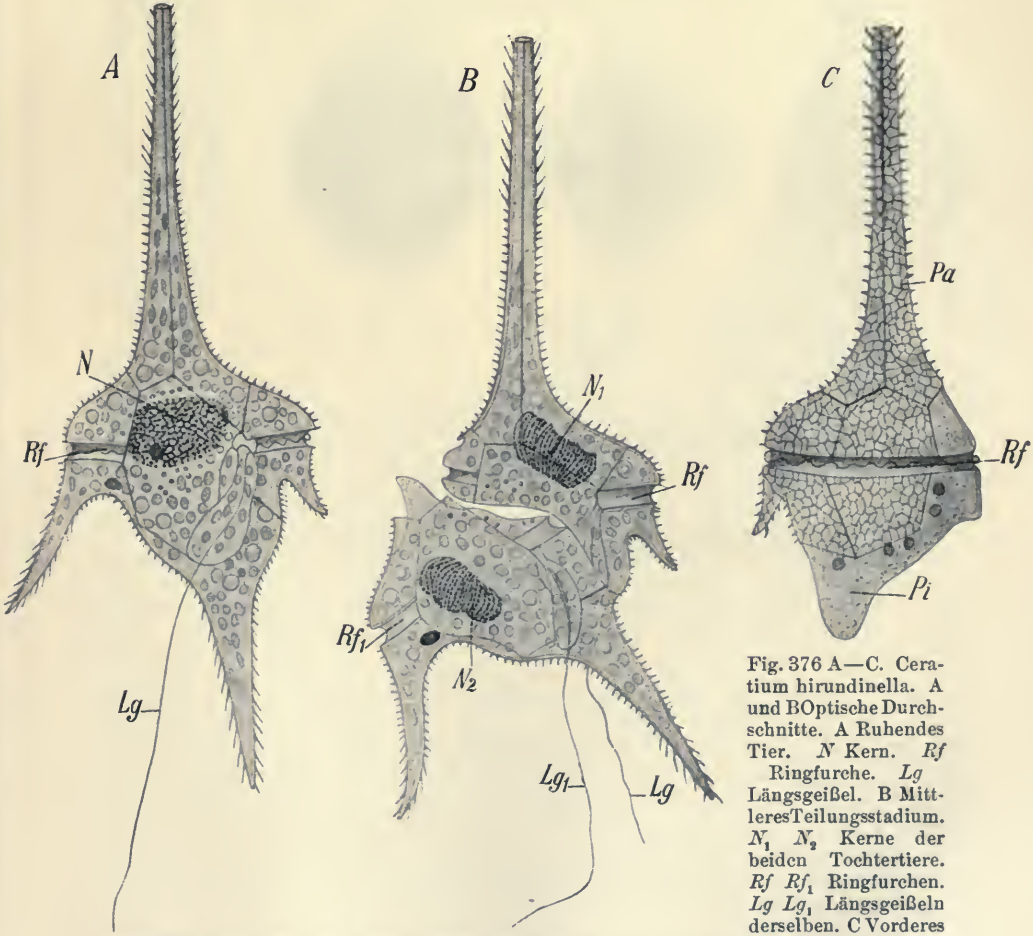



Fig. 376 A—C. Ceratium hirundinella. A und B Optische Durchschnitte. A Ruhendes Tier. *N* Kern. *Rf* Ringfurche. *Lg* Längsgeißel. B Mittleres Teilungsstadium. $N_1$ $N_2$ Kerne der beiden Tochtertiere. *Rf* $Rf_1$ Ringfurchen. *Lg* $Lg_1$ Längsgeißeln derselben. C Vorderes Tochtertier kurz nach der Abtrennung. Oberflächenbild. *Pa* alte Panzerplatten, welche das Tochtertier mitbekam. *Pi* nackter Teil, welcher auswächst und neue Panzerplatten erhält. (Nach Lauterborn.)

Schleppgeißel nach hinten, während die andere, die Quergeißel, gürtelähnlich um den Körper herum gelegt ist. Bei den typischen Formen liegen die Geißeln, wenigstens mit einem Teil ihrer Länge, in Furchen der Körperoberfläche. Bei Erythropsis kommt ein eigenartiger, tentakelähnlicher Fortsatz vor.

Die Quergeißel führt in der Querfurche wellenförmig schlagende Bewegungen aus; die herausragenden Schlingen täuschten den früheren Untersuchern einen Kranz von Cilien vor, wodurch sich der alte Name der Gruppe erklärt. Die Längsgeißel, welche nach hinten oft ziemlich lang frei hervorragt, führt peitschenförmige Bewegungen aus. Durch die Kombination der Tätigkeit beider Geißeln wird die schaukelnde, rotierende Vorwärtsbewegung der Dinoflagellaten erzeugt.

Fig. 377.

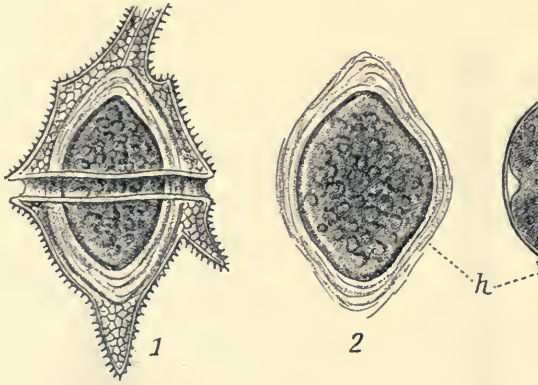



Fig. 378.

Fig. 377. Ceratium cornutum. 1 Dauercyste im Panzer des Tiers. 2 Cyste isoliert. 3 Cyste keimend. *h* Hülle. (Nach Schilling aus Oltmanns.)

Fig. 378. Kette von Ceratium vultur. (Nach Kofoid.)

Die Dinoflagellaten besitzen meist eine starre Körperform, was bei den meisten Arten durch einen aus bestimmten Platten geformten Cellulosepanzer[1]) bedingt ist. Die Platten sind oft skulpturiert und mit eigenartigen Fortsätzen versehen. Die meisten Arten besitzen durch Lage und Verlauf der Querfurche und durch die Fortsätze eine eigenartige Asymmetrie.

Der Kern ist meist massig gebaut, doch nähert er sich vielfach dem bläschenförmigen Typus. Er besitzt offenbar eine ziemlich komplizierte Organisation. Eine regelmäßige Verteilung des Chromatins auf den Wabenreihen des Achromatins ist sehr charakteristisch (vgl. Fig. 159 A, S. 160). Bei manchen Formen wird eine „Fadenstruktur" des Kernes angegeben; es ist noch unsicher, ob sie auf das Vorkommen fadenförmiger Chromosomen zurückzuführen ist. Die Dinoflagellaten sind einkernig. Der komplizierte Bau des Vakuolenapparates ist im Allgemeinen Teil beschrieben (vgl. S. 71 und Fig. 87).

1) Die Panzersubstanz gibt nicht alle Cellulosereaktionen in einwandfreier Weise, ist aber jedenfalls der Cellulose sehr nahestehend.

Die meisten Oberflächenformen enthalten eine größere Anzahl kleiner, gelbbrauner, dunkelbrauner, grünlicher oder spangrüner Chromatophoren, welche in einer oberflächlichen Schicht angeordnet sind. Nur wenige Oberflächenformen, dagegen alle die zahlreichen Tiefseeformen sind farblos.

Die chromatophorenhaltigen Formen sind meist holophytisch; doch hat man bei ihnen wiederholt daneben noch Aufnahme geformter Nahrung (kleiner Organismen verschiedener Art) beobachtet, wobei manche Formen unter den Gymnodinien geradezu amöboid werden (Fig. 379). In einer neu erschienenen Arbeit beschreibt Pascher unter dem Namen Dinamoeba sogar eine Gattung, welche die längste Zeit ihres Lebens als Amöbe lebt, um sich zur Vermehrung zu encystieren und typische Dinoflagellatenschwärmer hervorbringen. Er betrachtet sie als Vertreterin einer besonderen rhizopodialen Reihe der Dinoflagellaten. Bei den chromatophorenhaltigen Formen findet man als Stoffwechselprodukt Stärke. Fett ist bei den Dinoflagellaten sehr verbreitet. Parasitismus kommt vor, aber selten (s. unten).

Es ist sehr bemerkenswert, daß wie in den beiden früher behandelten Ordnungen der Phytomastiginen auch unter den Dinoflagellaten neben Formen mit tierischer Ernährung solche auftreten, welche in manchen Beziehungen ausgesprochen algenähnlich werden, indem sie ihre Bewegungsfähigkeit und deren Organe verlieren. Die extremen Vertreter dieser Reihe sind von Klebs zur Familie der Phytodinidae zusammengefaßt worden. Zu ihnen leiten gewisse Gymnodiniden über, bei denen zuerst ein Ueberwiegen des bewegungslosen Zustandes gegenüber dem Schwärmerstadium (Cystodinium, Fig. 391, S. 432) eintritt, bei anderen fehlt der Schwärmerzustand vollkommen, aber als Nachklang der Organisation des beweglichen Wesens ist die für die Dinoflagellaten so charakteristische Furchenstruktur wenigstens in einzelnen Stadien noch erkennbar. Auch diese fehlt bei den Phytodiniden, welche noch durch den Bau des Kernes und Zellleibs, die Chromatophoren als Dinoflagellaten erkennbar sind, aber planktonisch, auf dem Untergrund liegend oder an ihm festgewachsen, ein vollkommen an das von Algen erinnerndes Dasein führen (Pyrocystis, Phytodinium, Stylodinium u. a.). Sie wären zum Teil kaum als Dinoflagellaten zu erkennen, wenn nicht eine sehr vollständige Reihe von Uebergangs-formen zu ihnen leitete, wie aus den Forschungen von Klebs hervorgeht.

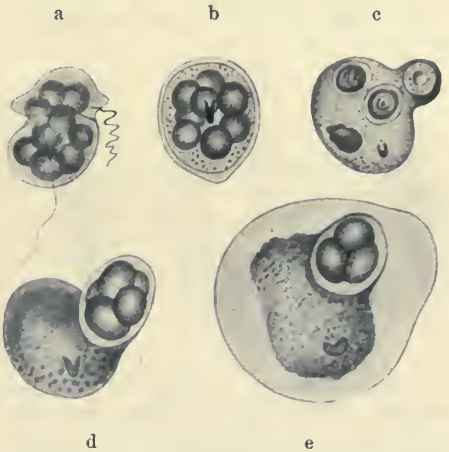



Fig. 379 a—e. Spirodinium hyalinum Schill. a Bewegliches Individuum, voll Chlamydomonaden, b dasselbe ruhend, c Nahrungsaufnahme, d, e Defäkation in freiem und encystiertem Zustand. Vergr. 775. (Nach Schilling.)

Die Körperoberfläche kann von einer Pellicula gebildet sein, doch kommen vielfach kompliziertere Hüllbildungen vor, bei der Mehrzahl

der Formen sogar gehäuseähnliche Panzer. Kalkeinlagerungen in den Hüllen sind nicht selten.

Bei manchen Formen kommt ein rotes Stigma vor, bei Erythropsis und Pouchetia ist ein merkwürdiges augenartiges Organ mit Linse und dunklem Pigmentballen (Melanosom) vorhanden (Fig. 394, S. 433).

Die agame Vermehrung findet durch einfache und multiple Teilung in beweglichem oder ruhendem Zustand statt. Die Teilung ist im Prinzip eine Längsteilung, welche aber bei den meisten Formen unter dem Bild einer schiefen Teilung verläuft (vgl. Ceratium hirundinella [Fig. 376]). Dabei erhält bei den gepanzerten Formen jedes der Tochtertiere nur die eine asymmetrische Hälfte der Panzerung und muß die andere neu bilden. Die Kernteilung von Ceratium hirundinella ist auf S. 160 und Fig. 159 dargestellt. Bei anderen Dinoflagellaten sind abweichende Teilungsbilder, zum Teil primitivere, zum Teil auch viel kompliziertere, beschrieben worden (durch Jollos und Borgert, vgl. Fig. 175, S. 171). — Bei pelagischen Arten trennen sich oft die Individuen nach der Teilung nicht, so daß Ketten von Individuen entstehen (Fig. 378).

Manche Formen gehen Ruhezustände ein, während deren sie in Schleimhüllen oder Cysten eingeschlossen sind (Gymnodinium). In an-

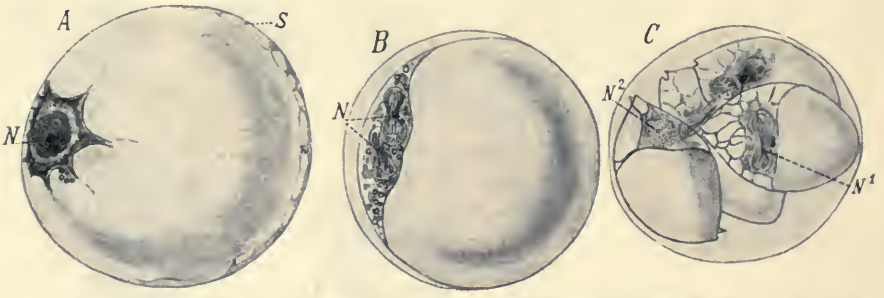



Fig. 380 A—C. Diplodinium lunula Schütt. A Große pelagische Cyste. B Kernteilung in derselben. C Stadium mit 4 Teilprodukten. $N$, $N^1$, $N^2$ Kerne, resp. Kernspindeln. $S$ Plasmastränge. (Nach Dogiel.)

deren Fällen zerfällt innerhalb der Membran des Muttertiers das Plasma in zwei bis viele Tochtertiere, welche, nach Zerreißung der Membran des Muttertiers, mit neuen Panzern versehen, ins Freie gelangen, so bei Pyrophacus horologium. Wieder bei anderen Formen wächst die Membran des Muttertiers zu einer oft eigenartig gestalteten Cystenhülle aus, innerhalb deren die Teilung abläuft (Cystodinium, Fig. 391, S. 432).

Von Diplodinium lunula finden sich im Plankton große Cysten, deren Kern sich teilt (Fig. 380), worauf ein Zerfall in 16 Teilstücke erfolgt, deren jedes sich zu einer „gehörnten" Cyste umwandelt; diese geraten durch die Zerreißung der großen Cyste ins Freie (Fig. 381) und ihr Inhalt zerfällt in 8 Teile, kleine Gymnodinien (Fig. 381 D). Wenn die Teilungen ganz oder teilweise unterbleiben, entstehen entsprechend größere Sprößlinge (Fig. 381 B und C). Die kleinen Gymnodinien, deren normalerweise also $16 \times 8 = 128$ entstehen, sollen nach Dogiels Annahme die Gameten sein. Sie sollen ausschwärmen, heranwachsen und später durch Kopulation die großen geißellosen Cysten (Fig. 380 A) liefern. Doch ist dieser geschlechtliche Teil des Zeugungskreises nicht bekannt.

Bei Ceratium hirundinella sind durch Zederbauer Stadien beobachtet worden, welche sehr an die Konjugationsstadien der Desmidiaceen erinnern (Fig. 382). Entsprechende Stadien beobachtete auch G. Entz. Es verschmelzen die Plasmaschläuche zweier Individuen, nachdem sie sich vom Panzer zurückgezogen haben. Die Zygoten sind rundlich, und Zederbauer vermutet, daß aus ihnen die sogenannten vierhörnigen Cysten entstehen. Doch ist bisher keine Bestätigung und Erweiterung der Angaben über geschlechtliche Vorgänge erfolgt und die Möglichkeit einer Täuschung durch abnorme Vorgänge liegt vor. Zudem ist seither die andersartige Entstehung der vierhörnigen Cysten erkannt worden, die nichts mit geschlechtlichen Vorgängen zu tun haben.

Es ist ersichtlich, daß alle diese Verhältnisse eine genauere Erforschung dringend erfordern.

Fig. 381 A—D. Fig. 382.

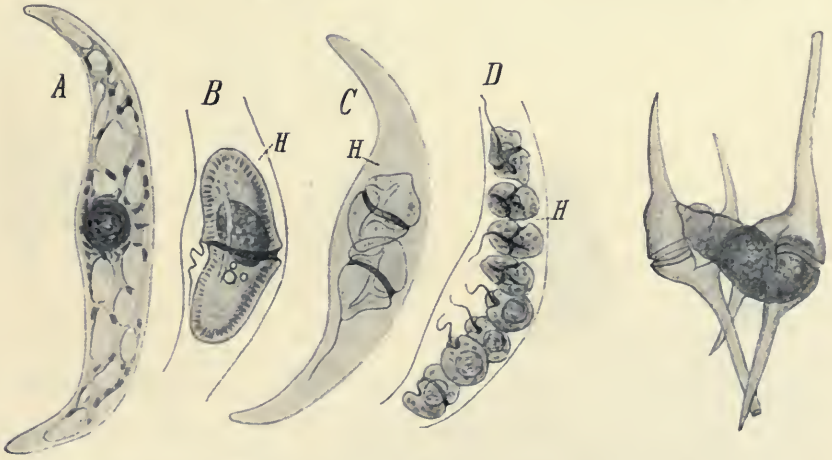



Fig. 381 A—D. Diplodinium lunula Schütt. A Sogenannte gehörnte Cyste, durch 16-Teilung aus den großen Cysten der Fig. 380 entstanden, B—D deren Umwandlung, B und C abnorme Ausbildung von 1 oder 2 Sprößlingen. D Normale Teilung in 8 kleine Gymnodinien (Gameten?). (Nach Dogiel.)

Fig. 382. Zygote von Ceratium hirundinella. Die Panzer sind leer, das Plasma beider Individuen im Begriff, vollkommen zu verschmelzen. (Nach Zederbauer.)

Die größte Menge von Gattungen und Arten der Dinoflagellaten lebt marin; im Süßwasser spielen sie eine geringe Rolle. Im marinen Plankton haben sie jedoch als pflanzliche Urnahrung vieler Tiere eine sehr große Bedeutung.

Die Dinoflagellaten des Meers wie des Süßwassers sind sehr vielfach planktonische Organismen. Dementsprechend sind sie mit Schwebstacheln, Fortsätzen, Verbreiterungen etc. versehen, was ihnen oft ein sehr bizarres Aussehen verleiht (vgl. Fig. 374).

Die marinen Arten besitzen nicht selten die Fähigkeit des Leuchtens und tragen daher zu dem Phänomen des Meerleuchtens bei:

Wir teilen die Ordnung in folgende Unterordnungen ein:

1. Unterordnung: Adinida Bergh.
2. „ Dinifera Bergh.

## 1. Unterordnung:
## **Adinida** Bergh.

Diese Unterordnung wird auch vielfach unter dem Namen der Prorocentraceae Schütt. angeführt. Die typischen Charaktere der Dinoflagellaten sind noch nicht ausgebildet, die Furchen fehlen. Die Ordnung besteht aus kleinen, vorwiegend marinen Organismen von ei- bis stabähnlicher Form, deren Körper von einer aus zwei Stücken zusammengesetzten, von Poren durchsetzten Schale aus celluloseähnlicher Substanz umschlossen ist. Die Schalenklappen passen wie zwei Uhrgläser aufeinander und lassen zwischen sich an einer Stelle ein Loch, die Geißelspalte, offen, aus welcher die zwei etwa gleich langen Geißeln hervortreten, von denen die eine bei der Bewegung stets vorausgeht, die andere sich an der Basis um sie herumschlingt. Gelbe

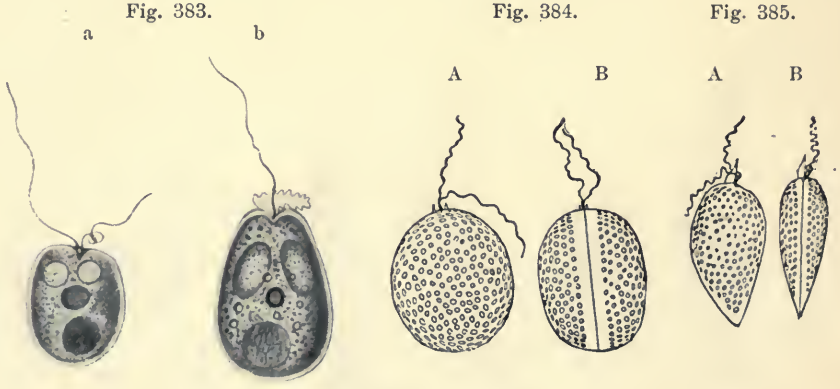



Fig. 383 a und b. a Haplodinium antjoliense Klebs. b Exuviaella marina Cienk. (Nach Klebs.)

Fig. 384 A und B. Exuviaella marina Cienk. A Von der Fläche. B Von der Schalennahtseite. (Nach Schütt aus Oltmanns.)

Fig. 385 A und B. Prorocentrum micans Ehrbg. A Von der Fläche. B Von der Schalennahtseite. (Nach Schütt aus Oltmanns.)

Chromatophoren sind in der Zweizahl vorhanden; sie sind meist bandförmig und enthalten ein Pyrenoid. 1—2 kontraktile Vakuolen sind vorhanden.

Vermehrung durch Zweiteilung ist bekannt, bei welcher bei den typischen Formen je eine Tochterhälfte die eine Schalenklappe erhält und die andere zu ergänzen hat.

Gattungen:

Haplodinium Klebs (H. antjoliense Klebs, Fig. 383a). Eiförmig, Zellhaut strukturlos, einheitlich. Quergeißel kürzer als die Längsgeißel. Primitive Form, in schwach brackischem Wasser in Java gefunden.

Exuviaella Cienkowsky (E. marina Cienk., Fig. 383b und 384a und b). Oval, Schalen porös. Chromatophoren gelb; aus zwei uhrglasförmigen größeren Platten oder zahlreichen kleinen Scheibchen bestehend. Marin. Kosmopolitisch.

Prorocentrum Ehrenberg (P. micans Ehrenbg., Fig. 385). Herz- bis lanzettförmig. An der Geißelbasis kleine Fortsätze an der

Schale. Chromatophoren ebenfalls 2 große gelappte oder ungelappte oder mehrere kleine Platten.

Ebenfalls marin und kosmopolitisch.

Theoretisch wichtig ist die Gattung Amphidinium, welche, wie Prorocentrum am Vorderpol einen zahnartigen Fortsatz besitzt, um den sich die Quergeißel schlingt, während sich die Längsgeißel in einer Längsfurche nach hinten streckt. Bergh und Bütschli rechnen sie zu den Dinophysiden, Schütt zu den Gymnodiniden, während Klebs ihre vermittelnde Stellung betont und geneigt ist, sie hierher zu stellen.

## 2. Unterordnung:
## **Dinifera** Bergh.

Diese Unterordnung umfaßt die typischen Dinoflagellaten, deren Organisation der oben gegebenen Diagnose entspricht; vor allem ist das Vorhandensein von einer oder mehreren Querfurchen hervorzuheben, welche die Querfurchengeißeln aufnehmen. Die Längsgeißel ist gewöhnlich nach hinten gerichtet.

Wir unterscheiden 4 Familien:

1) Gymnodinidae Bergh.
2) Peridinidae Bergh.
3) Dinophysidae Bergh und Stein.
4) Phytodinidae Klebs.

### 1. Familie: **Gymnodinidae** Bergh.

Die Gymnodiniden entbehren ebenfalls der komplizierten Panzerbildungen; dennoch entspricht die Morphologie ihres Körpers vollkommen den höheren Diniferen. Ihr Körper ist dorsoventral abgeplattet. Sie sind nackt oder von einer dünnen einheitlichen Cellulosemembran umhüllt. Die Quer- und Längsfurche mit den zugehörigen Geißeln sind vorhanden. Die Querfurche macht oft mehr als einen Umgang in Schraubenlinie.

Die meist in großer Zahl vorhandenen Chromatophoren sind grüne oder gelbe Scheibchen oder Bänder; in manchen Arten fehlen sie. Stigma, wenn vorhanden, in oder nahe der Längsfurche. Fortpflanzung durch Teilung in beweglichem Zustand selten; meist in Cysten, die entweder eine Schleimwand besitzen oder von der Zellhaut umschlossen sind, welche eigenartige Gestalt annehmen kann (Cystodinium, Fig. 391); in den Cysten Teilung in zwei oder mehr Sprößlinge.

Die Ernährung der Gymnodiniden ist holophytisch, saprozoisch, parasitisch oder tierisch.

Neuerdings hat Schilling die Familie in Kyrtodinidae umgetauft, indem er bei ihrer Charakterisierung auf den wallartig abgerundeten Furchenrand besonderes Gewicht legt. Es ist wohl eine Neubenennung der Familie nicht notwendig, wenn auch einzelne Gattungen und Arten neu aufgenommen werden mußten, welche durch höhere Organisation sich über die Stufe erheben, welcher man ursprünglich den Namen der Gymnodinidae vorbehielt.

Ich führe als Beispiele folgende Gattungen an:

Gymnodinium Stein (G. rhomboides Schütt, Fig. 386 1, 2; G. fuscum, Fig. 374 A; G. spirale Bergh, Fig. 386 3). Kugelige bis

länglich gestreckte Formen, die Querfurche meist in der Mitte des Körpers. Chromatophoren grün, gelb oder braun, oft fehlend. Stigma klein oder fehlend. Einzelne Formen sich tierisch ernährend.

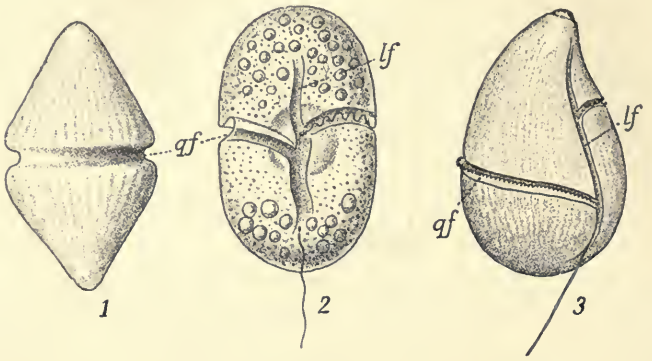



Fig. 386. Gymnodinien. 1, 2 Gymnodinium rhomboides Schütt. 3 G. spirale Bergh. *qf* Querfurche, *lf* Längsfurche. (Nach Schütt aus Oltmanns.)

Bei Gymnodinium findet die Teilung selten im schwärmenden Zustand, meist während der Cystenruhe statt. Ueberhaupt bilden bei allen möglichen Reizen sowohl Süßwasser- als auch Meeresgymnodinien Schleimhüllen, welche oft konzentrisch geschichtet erscheinen. In solchen Hüllen findet auch die Zweiteilung statt, so bei G. fuscum und aeruginosum. Andere Arten von Gymnodinium bilden dünnere Cysten, welche aus einer einfachen, festen Haut bestehen, aber auch keine Cellulose in dieser Wandschicht enthalten, so G. vorticella, hyalinum, pusillum, pulvisculus, fucorum.

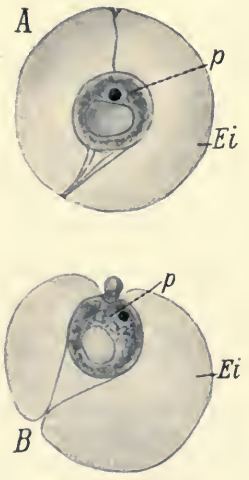



Fig. 387 A und B. Gymnodinium parasiticum Dogiel. A Copepodenei, von G. befallen. B Beginnender Austritt der Parasitencyste. *p* Parasit. (Nach Dogiel.).

Die Gattung Glenodinium umfaßt Arten, deren Körper von einer glatten, dünnen Zellhaut umschlossen ist, welche leichte Cellulosereaktion zeigt. Kugelig bis langgestreckt, fast bilateral-symmetrisch. Chromatophoren grün, gelb bis schwarzbraun. Manche Formen fressen kleine Organismen nach vorausgegangener Häutung des Körpers. Stigma nur bei einzelnen Formen vorhanden. Teilung im alten Panzer oder in einer strukturlosen Cystenhülle, welche nach einer Häutung gebildet wird. Glenodinium cinctum Ehrbg.

In diese Gattungen werden einige Formen gerechnet, welche durch eine eigenartige Form des Parasitismus unser Interesse in hohem Grade verdienen. Es ist ein Zell- resp. Gewebeparasitismus, welcher sonst bei Protozoen nicht bekannt ist, welcher aber an den von Chytridiaceen und anderen Organismen erinnert. Pouchet hat ein Gymnodinium pulvisculus beschrieben, welches auf Appendicularien, Salpen, Siphonophoren und anderen pelagischen Organismen

schmarotzt. Auf diesen findet es sich in Form eines kurzgestielten birnförmigen Körperchens, welches von einer Länge von ca. 20 μ allmählich bis zu einer solchen von 180 μ heranwächst. Dann löst sich

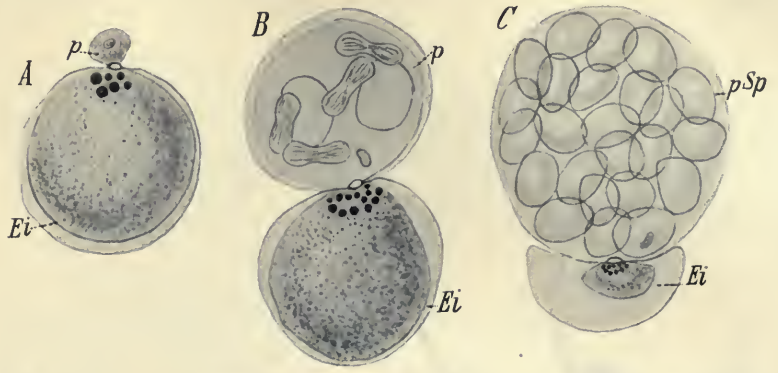



Fig. 388 A—C. Gymnodinium roseum Dogiel. A Austritt der Parasitencyste *p* aus dem kugeligen, planktonischen Gebilde *(Ei)*, welches wahrscheinlich ein Copepodenei ist. B Wachstum der Parasitencyste *p*, in welcher 4 Kerne im Hantelstadium sichtbar sind. C Zerfall des Cysteninhalts in zahlreiche kleine Gymnodinien. Copepodenei fast verzehrt. (Nach Dogiel.)

das Gebilde von seiner Unterlage los und treibt frei im Plankton. Der Inhalt der Cyste furcht sich ab, und in 24 Stunden ist eine Unmenge kleiner, 11 μ im Durchmesser besitzender Gymnodinien ent-

Fig. 389.

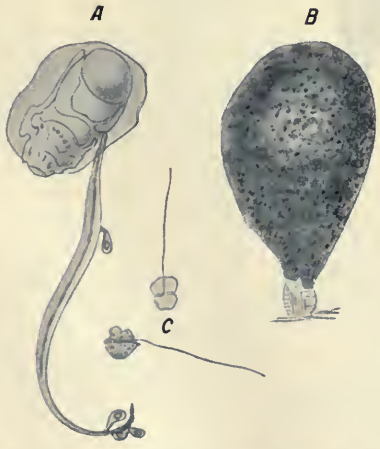



Fig. 390.

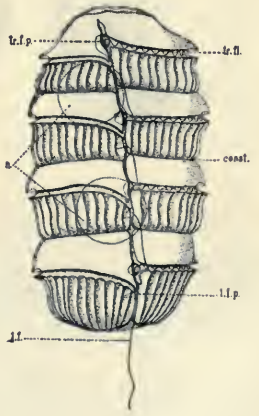



Fig. 389 A—C. Gymnodinium pulvisculus Pouchet. A Appendicularie, deren Schwanz mit vier gestielten Cysten besetzt ist. B Gestielte Cyste stärker vergrößert. C Aus derselben hervorgehende Schwärmer. (Nach Pouchet.)

Fig. 390. Polykrikos Schwartzi Bütschli. Ventralseite. (Nach Kofoid.) Vergr. 200. *const.* Einschnürung, je zwei der kolonialen Individuen trennend. *l.f.* Längsgeißel. *l.f.p.* Pore der Längsgeißelspalte. *n* Kerne. *tr.fl.* Quergeißel. *tr.f.p.* Quergeißelspore.

standen. Dogiel hat Formen beschrieben, welche sich in vielen Beziehungen dem Gymnodinium pulvisculus anschließen, so daß man den früher viel bezweifelten Angaben von Pouchet wohl Glauben

schenken darf. Sie leben auf Copepodeneiern im Meeresplankton und bilden ganz ähnliche Cysten, aus denen zahlreiche kleine Gymnodinien hervorgehen. Daß es sich um Parasiten handelt, geht aus der allmählichen Verzehrung der Eisubstanz hervor (vgl. G. parasiticum Dog., Fig. 387; G. roseum Dog., Fig. 388).

Von ganz besonderem Interesse sind die Formen, welche Chatton beschrieben hat, und welche er zur Gruppe der Blastodininen zusammenfaßt. Es sind dies parasitische und epizoische Dinoflagellaten, welche ebenfalls pelagische Tiere befallen. Blastodinium Pruvoti Ch. kommt im Mitteldarm von pelagischen Copepoden aus der Familie der Calaniden vor, andere Formen bei anderen Copepoden und auf Appendicularien (Apodinium mycetoides). Diese Formen zeichnen sich dadurch aus, daß bei der Vermehrung zunächst Zweiteilung innerhalb der Membran erfolgt, worauf das eine Tochtertier sich in zahlreiche kleine gymnodinienartige Schwärmer aufteilt; das zweite Tochtertier teilt sich zunächst nicht, später aber ebenfalls in zwei Teile, von denen jeder in seinen Schicksalen der einen der ersten Teilzellen entspricht.

Fig. 391 a—f. Cystodinium Steinii Klebs. a Cyste mit beginnender Zusammenziehung des Protoplasmakörpers, b Furchenbildung, c Zweiteilung des Inhalts, d Aufquellung der Cystenwand, e Schwärmer, f ein solcher sich mit Plasmafortsatz und Haftfäden befestigend. Vergr. 440. (Nach Klebs.)

Ueber alle diese Formen sind eingehende Untersuchungen sehr notwendig.

Das gleiche gilt für die Gymnodiniden, welche mehr und mehr die freie Beweglichkeit aufgeben und nach den neueren Untersuchungen von Klebs zu der algenähnlichen Gruppe der Phytodiniden überleiten. Während Gymnodinium und Glenodinium meist längere Zeit im Schwärmerzustand leben, gibt es Formen, welche ihre Hauptlebenszeit in eigenartigen Ruhezuständen verbringen und nur wenige Minuten bis Stunden in Schwärmerform leben, wobei sie teils Gymnodinien, teils Glenodinien ähneln.

Einige solche Formen faßt Klebs zur Gattung Cystodinium zusammen, deren begeißelte Schwärmer deutliche Furchenstruktur besitzen; Augenfleck und Chromatophoren stets vorhanden. Die Schwärmer bilden nach kurzem beweglichen Leben sehr rasch meist langgestreckte an den Enden zugespitzte Cysten („gehörnte Cysten"), in denen ihre Hauptassimilationstätigkeit verläuft und innerhalb deren die Teilung in zwei oder vier Schwärmer erfolgt. Cystodinium cornifax Schill., C. Steinii Klebs (Fig. 391), C. unicorne Klebs.

Aehnlich vermehrt sich die marine Gattung Diplodinium Klebs; diese bildet kuglige Primärcysten, in denen durch Teilung 16 „gehörnte“ Sekundärcysten entstehen; in diesen bilden sich, wie oben

Fig. 392 a—c. Hypnodinium sphaericum Klebs. a Durchschnitt durch ein Individuum mit Zellkern, radial angeordnetem Plasma, kleinen Chromatophoren. b Bildung der Furchen. c Zweiteilung. Vergr. 275. (Nach Klebs.)

S. 426 geschildert, die 8—16 gymnodinienähnlichen, stigmalosen Schwärmer; wie aus diesen die Primärcysten entstehen, ist noch unbekannt. Diplodinium lunula (Schütt) Fig. 380 u. 381, S. 426 u. 427.

Fig. 393.

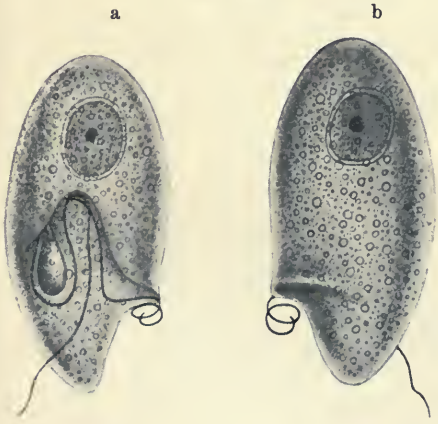



Fig. 393 a und b. Oxyrrhis marina Duj. a von vorn, b von hinten. (Nach Senn, ausgeführt unter Benutzung lebender Individuen.)

Fig. 394.

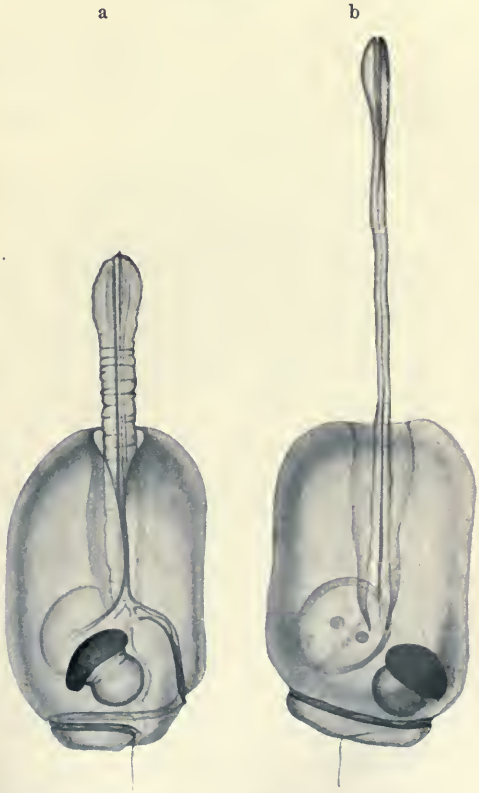



Fig. 394 a und b. Erythropsis agilis R. Hertw. mit Furchen, Geißeln, Stigma und Linse, und a kontrahiertem, b ausgestrecktem Tentakel. Vergr. 500. (Nach Fauré-Frémiet.)

Hypnodinium Klebs ist eine Süßwassergattung, welche bisher nur in ruhendem Zustand bekannt ist. Kuglige Cysten mit radiärem

Plasmabau, gelben Chromatophoren und Augenfleck. Innerhalb deren bildet sich ein mit Furchen versehener, aber geißelloser gymnodinienähnlicher Körper, der sich in zwei ebensolche nackte Individuen teilt; dann platzt die Cystenwand, entleert die Sprößlinge, die, ohne beweglich zu werden, eine neue Cystenmembran bilden. Hypnodinium sphaericum Klebs (Fig. 392), Durchmesser 72—122 μ, leitet direkt zu den Phytodinidae über (s. S. 437).

Farblose Gymnodiniden mit tierischer Ernährung kommen im Meer in großer Formenmannigfaltigkeit und zum Teil mit hoher Differenzierung des Baues ihres nackten Körpers vor. Einfacher gebaute Formen umfaßt die Gattung Oxyrrhis (O. marina Duj.), deren eigenartiger Bau und Zugehörigkeit zu den Dinoflagellaten von Senn aufgeklärt wurde. Die Art (Fig. 393) ist ein sehr häufiger Bewohner unserer Seewasseraquarien.

Viel komplizierter gebaut sind Formen wie Pouchetia Schütt und Erythropsis Hertwig. Nach den Untersuchungen von Fauré-Frémiet ist letztere Gattung durch einen eigentümlich tentakelähnlichen, nach vorn gerichteten Fortsatz ausgezeichnet. Wie Pouchetia hat sie ein offenbar der Lichtperzeption dienendes Organ mit großer Linse und großem rotbraunen Pigmentfleck, welches wohl eine Weiterbildung des Stigmas der übrigen Dinoflagellaten darstellt (E. agilis, Fig. 394).

Eine besondere Unterfamilie Polydininae wurde für die eigenartige Gattung Polykrikos Bütschli aufgestellt, welche durch eine Art von Koloniebildung Ketten unvollkommen getrennter 2, 4 oder 8 Individuen mit nur zwei gemeinsamen Kernen bildet (Fig. 390).

## 2. Familie: **Peridinidae** Bergh.

In dieser Familie sind die typischen Panzerplatten ausgebildet, welche den Körper als starres Skelett einschließen. Eine besondere Panzerung faßt ringförmig die Querfurche ein, durch welche der Panzer in eine obere und untere Hälfte geteilt wird, welche je aus 5 oder mehr Panzerplatten bestehen. Die wichtigsten Plattenbezeichnungen sind aus der Fig. 395, 1—5 zu entnehmen. Im allgemeinen sind die Ober- und Unterschale ziemlich gleich groß, so daß die Querfurche meist in der Mitte des Körpers liegt. Die Platten sind durch mannigfache Skulpturen geziert und oft mit langen, bizarren Fortsätzen versehen. Außerdem sind sie mit feinen Poren übersät. An der Durchtrittsstelle der Geißeln findet sich eine kreisförmige Oeffnung im Panzer.

Die Chromatophoren, zahlreiche kleine Plättchen, sind grün oder gelb; sie können auch fehlen, so besonders bei den Tiefseeformen.

Die Vermehrung erfolgt durch Zweiteilung, welche bei den marinen Formen manchmal unvollständig abläuft und zur Koloniebildung führt. Multiple Teilung, innerhalb des Panzers, aus welchem dann mehrere Tochterindividuen ausschwärmen, wird für einige Arten angegeben. Nicht selten kommt sogenannte Häutung, d. h. Abwerfen des ganzen Panzers vor.

Das Wenige und Unsichere, was über geschlechtliche Vorgänge bekannt ist, findet sich oben (S. 426) angegeben.

Die Gattungen sind zum Teil im Süßwasser, meist im Meer an

der Oberfläche und im Tiefseeplankton als pelagische Organismen verbreitet. Ich erwähne folgende:

Ceratium Schrank. (C. hirundinella, Fig. 376; C. tripos Nitzsch, Fig. 375 B; Ceratium reticulatum Pouchet subsp. spirale Kof., Fig. 374 H).

Formen mit hornartigen Körperfortsätzen von oft monströsen Dimensionen; mit fein strukturierten Panzerplatten. Chromatophoren bei Süßwasserformen grün, bei marinen Arten gelb oder braun. Kern groß.

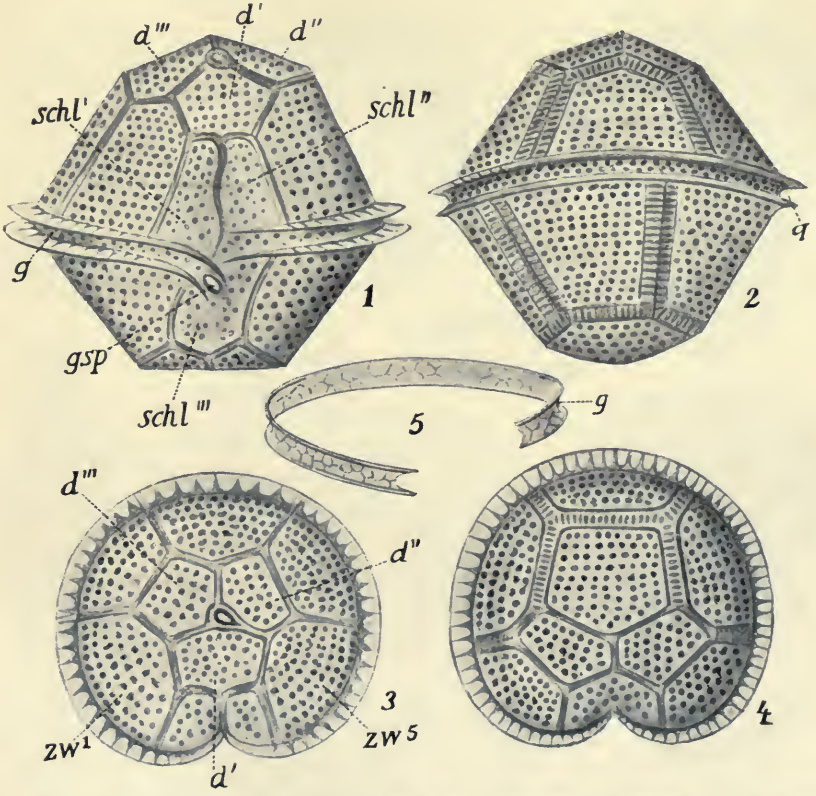



Fig. 395. Goniodoma acuminatum Ehrenbg. 1 von vorn (Bauchseite), 2 von hinten (Rückenseite), 3 von oben (Apikalseite), 4 von unten (Antapikalseite), 5 Gürtelpanzer isoliert. *q* Querfurche. *g* Gürtelpanzer. *schl* Schloßtafeln. *d* Deckeltafeln. *gsp* Geißelspalte. *zw* Zwischenband. (Nach Schütt und Stein aus Oltmanns.)

Goniodoma Stein (G. acuminatum Ehrbg., Fig. 395). Formen von regelmäßigem Panzerbau, polyedrischer Gestalt, tiefer Querfurche. Oberschale ungefähr gleich groß wie die Unterschale. Chromatophoren kleine braune Plättchen. Marin.

Peridinium Ehrenbg. (P. divergens Ehrenbg., vgl. Fig. 87, 1, S. 72). Gestalt gedrungen, Oberschale oft pyramidenförmig ausgezogen, Unterschale in flügel- oder hornartige Fortsätze verlängert. Plasma bisweilen rosa. Chromatophoren, wenn vorhanden, grün. Pusulen vgl. S. 71 und Fig. 87). Meer und Süßwasser.

Ceratocorys Stein (C. horrida Stein, Fig. 374 G) und Acantho-

dinium Kofoid (A. caryophyllum Kof., Fig. 374 F) sind hierhergehörige bizarre Formen des marinen Planktons.

### 3. Familie: **Dinophysidae** Stein und Bergh.

Die Formen dieser Familie nähern sich in vielen Beziehungen sehr den Peridiniden; doch ist der Panzer durch eine Sagittalnaht

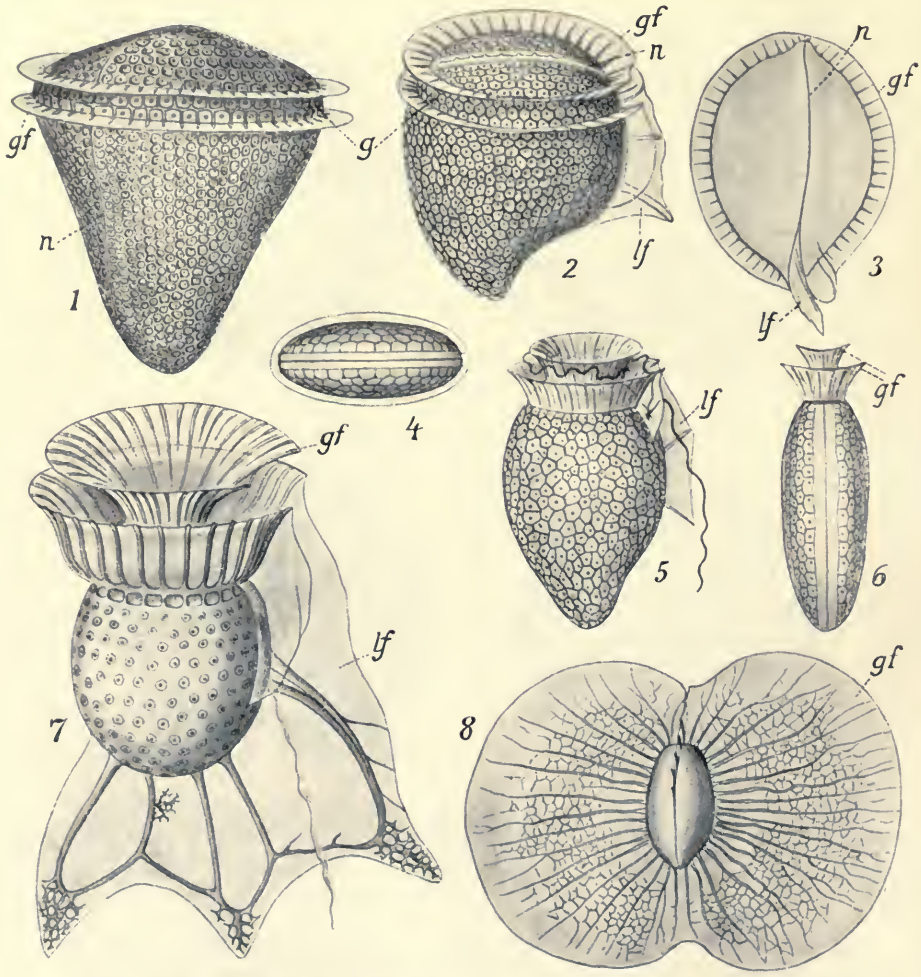



Fig. 396. Vertreter der Dinophysiden. 1—3 Phalacroma mitra Schütt, 1 von hinten, 2 von der Seite, 3 von unten. 4—6 Dinophysis acuta Ehrenbg., 6 von hinten, 5 von der Seite, 4 von unten, 7—8 Ornithocercus magnificus Stein, 7 von der Seite, 8 von unten. *g* Gürtelpanzer. *gf* dessen Fortsätze. *n* Sagittalnaht. *lf* Fortsätze an der Längsfurche. (Nach Schütt aus Oltmanns.)

in 2 fast gleiche Hälften zerlegt. Sonst fehlt die Zerlegung der Ober- und Unterhälfte der Schale in zahlreiche Platten, wie sie die Peridiniden auszeichnen. Querfurche weit oben am Körper, oft durch stark

entwickelte Lamellen eingefaßt. Körperassymmetrie durch Ausbildung von mächtigen Flügeln oft sehr auffallend. Chromatophoren vielfach vorhanden, braun oder gelb. Phäosomen, eigenartige braune Klumpen in der Region der Querfurche, regelmäßig vorhanden.

Die sehr bizarren Formen dieser Familie gehören fast ausschließlich dem Warmwassergebiet der Ozeane an. Ich erwähne von Gattungen die stabförmig dünne Amphisolenia Stein (A. clavipes Kof., Fig. 374 D; A. dolichocephalica Kof., Fig. 374 C; A. extensa Kof., Fig. 374 E), die kannenförmige Dinophysis Ehrenbg. (D. acuta Ehrenbg., Fig. 396 4—6) und Phalacroma Stein (Ph. mitra Schütt, Fig. 396, 1—3), die antiken Helmen gleichenden Ornithocercus Stein (O. magnificus Stein, Fig. 396, 7—8).

## 4. Familie: **Phytodinidae** Klebs.

Klebs hat für die algenähnlichen Dinoflagellaten eine neue Familie aufgestellt, welche durch den dinoflagellatenähnlichen Zellbau mit celluloseartiger Zellhaut gekennzeichnet ist; das Protoplasma ist strahlig

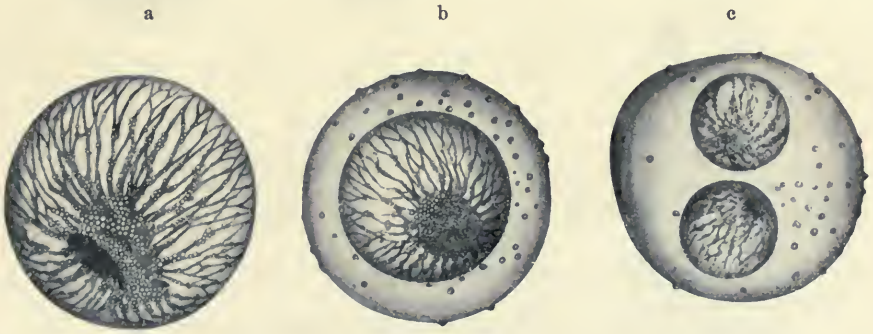



Fig. 397 a—c. Pyrocystis noctiluca Murray. a Gewöhnliches Individuum mit Plasmanetz. b Solches, von der Zellwand zurückgezogen. c Körper zweigeteilt. (Nach Murray.)

angeordnet, die Chromatophoren klein und gelb, der Zellkern zeigt körnige oder fädige Struktur. Stigma fehlt, ebenso jegliche Furchenstruktur und Geißeln. Die Vermehrung erfolgt durch Zweiteilung, Schwärmer sind unbekannt.

Pyrocystis (P. noctiluca Murray, Fig. 397), mit strahligem, an einer Stelle stark angehäuftem Plasma im kugligen Zellleib, der vor der 2—4-Teilung sich in der Zellhaut stark kontrahiert, durch deren Platzen die jungen Individuen frei werden.

Phytodinium (Ph. simplex Klebs, Fig. 398) mit kugligem bis ellipsoidischem Körper, scheibenförmigen, wandständigen Chromatophoren. Die Zellen strecken sich vor der Teilung, welche senkrecht zum längsten Durchmesser erfolgt. Durch Aufplatzen der Zellhaut werden die jungen Zellen frei.

Stylodinium (S. globosum Klebs, Fig. 399) hat ovale bis kuglige Zellen, die auf einem Gallertstiel festsitzen; Gloeodinium

(G. montanum Klebs, Fig. 400) bildet kleinere oder größere Kolonien, welche aus ovalen bis kugligen Individuen bestehen; diese sind

Fig. 398.

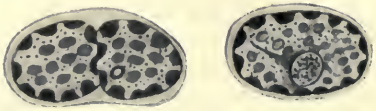



Fig. 400.

Fig. 399.

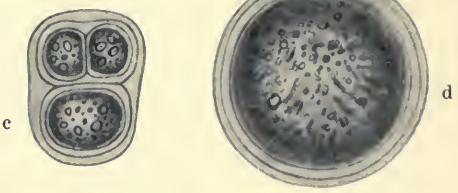



Fig. 398 a und b. Phytodinium simplex Klebs. a in Teilung, b Einzelindividuum mit Kern. (Nach Klebs.)

Fig. 399. Stylodinium globosum Klebs. Vergr. 450.

Fig. 400 a—d. Gloeodinium montanum Klebs. a Junges Individuum. b Zweiteilung: die beiden Individuen sind von einer gemeinsamen und je zwei eigenen, durch Verquellung der Gallertschichten abgehobenen Zellhäuten umgeben. c Drei aus Teilung entstandene Individuen. d Großes Individuum. Vergr. a—c 500, d 440. (Nach Klebs.)

in Hüllen eingeschlossen, die abwechselnd aus Zellhäuten und Gallerte gebildet werden.

Alle letztgenannten Gattungen sind Süßwasserbewohner.

### IV. Ordnung:

## **Euglenoidina** Blochmann.

Meist etwas größere Formen mit starker Pellicula, welche oft gestreift oder sonstwie skulptiert ist, nicht amöboid, aber vielfach sehr metabolisch, nicht selten auch starr. Am Vorderende findet sich eine tief eingesenkte Grube, in deren Grund die Geißel entspringt; meist ist nur eine solche vorhanden, doch gibt es auch zweigeißelige Formen. Bei den tierisch sich ernährenden Arten findet sich am Vorderende, mit der Geißelgrube in Verbindung stehend, eine Mundöffnung; der Schlund ist nicht selten von festen Bildungen gestützt, die sich tief in das Innere des Tiers erstrecken. Charakteristisch ist das komplizierte Vakuolensystem, bestehend aus einem Reservoir, in welches einige bis viele kleine kontraktile Vakuolen einmünden (vgl. Fig. 401). Am Vorderende ferner vielfach ein rotes Stigma.

Grüne Chromatophoren vorhanden oder fehlend. In die Augen fallende Stoffwechselprodukte sind Paramylum und Fett (Oel).

Kern meist groß, fast stets mit großem zentralen Binnenkörper. Bei der Teilung wird dieser durchgeschnürt, und es treten im Außenkern sehr deutliche große Chromosomen auf (vgl. Fig. 171, S. 168).

Agame Vermehrung durch Teilung, auch multiple Teilung kommt vor. Kopulation bei den typischen Formen bisher nicht beobachtet, vgl. jedoch unten Scytomonas, bei welcher Isogamie bekannt ist.

Zahlreiche freilebende Süßwasserformen, auch Meeresbewohner, einige Parasiten.

Bei manchen Formen ist die Ernährung trotz des Besitzes von Chromatophoren durch Anwesenheit organischer Substanzen im Lebensmedium begünstigt; solche Formen neigen zu rein saprosmischer Ernährung, wobei die Chromatophoren verloren gehen können (vgl. S. 82). Trotzdem kann Paramylum (S. 81 und 106) die Reservesubstanz bleiben. Die tierisch sich ernährenden Formen fressen Bakterien, kleine Protozoen und Algen, welche in Nahrungsvakuolen verdaut werden.

Auch unter den Euglenoidinen finden sich Formen, welche die freie Beweglichkeit für lange Lebensperioden einbüßen. So bildet die Euglenide Colacium festsitzende, gestielte Kolonien, die oft bäumchenähnlich verästelt sind (Fig. 405). Die Teilung findet bei ihr in unbeweglichem Zustand statt; nur die freibeweglichen Stadien besitzen Geißeln. Viele Euglenoidinen kugeln sich leicht ab, und vermehren sich auch in solchem Palmellenzustand. Es gelingt z. B., Euglenaarten in diesem Zustand lange auf festen Nährböden zu züchten. So direkte Beziehungen zu Algen und algenähnlichen Formen wie die drei vorher besprochenen Ordnungen weisen die Euglenoidinen nicht auf.

Die Ordnung wird in drei Familien eingeteilt:

1) Euglenidae Stein emend. Klebs.
2) Astasiidae Bütschli.
3) Peranemidae Stein.

Fig. 401. Euglena viridis Ehrb. *Ch* Chromatophoren. *N* Kern, *B* Binnenkörper. *cv* kontraktile Vakuole mit zuführenden Bläschen. *R* Reservoir. *S* Stigma. (Original nach dem lebenden Objekt.)

1. Familie: **Euglenidae** Stein em. Klebs.

Mittelgroße Formen von spindelförmiger Gestalt, oft abgeplattet oder bandförmig, Neigung zu spiraliger Drehung der Körperachse; vielfach rotierende Bewegung. Mundlos. 1—2 Geißeln entspringen am Vorderende in einer grubenartigen Vertiefung. Die Mehrzahl der Arten mit rotem Stigma. In der Regel sind grüne Chromatophoren vorhanden (vgl. jedoch S. 82). Ernährung holophytisch oder saprophytisch.

Die Teilung erfolgt im beweglichen oder ruhenden Zustand.

Von den zahlreichen Gattungen der Familie seien nur einige erwähnt.

### Gattung: **Euglena** Ehrbg.

Spindelförmige bis lang-bandförmig gestreckte Formen, mit einer kräftigen Geißel. Der Körper von starker, oft spiralig gestreifter Pellicula umhüllt, dennoch metabolisch, Chromatophoren von verschiedener Gestalt vorhanden. Teilung meist in abgekugeltem Zustand, oft nach Ausscheidung einer Gallerthülle.

Zahlreiche Arten, unter denen besonders erwähnt seien: Euglena viridis Ehrbg. (vgl. Fig. 401), E. sanguinea Ehrbg., E. acus Ehrbg., E. spirogyra Ehrbg., E. oxyuris Schm. (Fig. 403), Euglena deses Ehrbg.

Fig. 402.

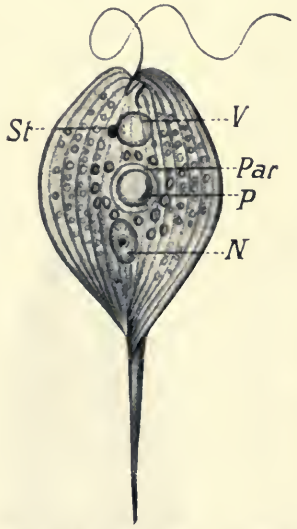



Fig. 403.

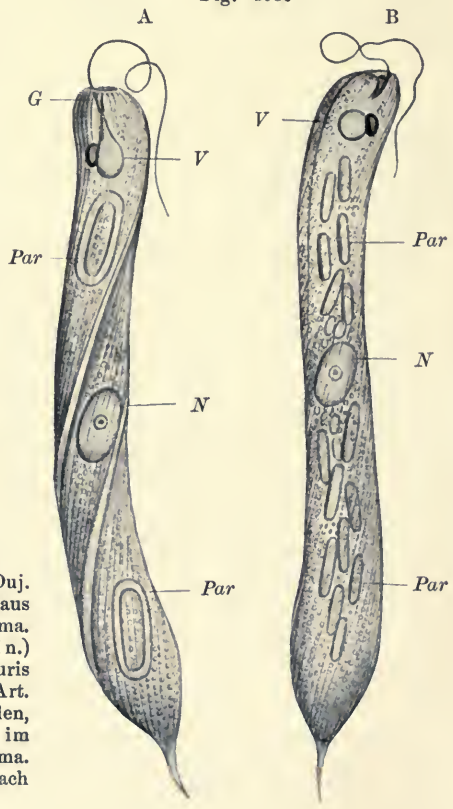



Fig. 402. Phacus longicaudus Duj. *N* Kern. *P* Pyrenoid. *Par* dessen aus Paramylum bestehende Schale. *St* Stigma. *V* kontraktile Vakuole. (Nach Stein.)

Fig. 403 A und B. Euglena oxyuris Schm. Zwei Individuen derselben Art. A mit wenigen großen Paramylumherden, B mit kleinen Paramylumkörnern im Plasma. *N* Kern. *V* Vakuole mit Stigma. *G* Geißelspalte, *Par* Paramylum. (Nach Stein.)

(Fig. 93, S. 81), Euglena gracilis Ehrbg. (Fig. 95, S. 83). Haswell hat neuerdings parasitische „Euglenidae" aus einer australischen Mesostomide beschrieben. Dieselben haben „Mund" und schlundartige Einsenkung am Vorderende, kontraktile Vakuolen mit Reservoir und rotes Stigma. Sie kommen in den Darmepithelzellen und in den Zelllücken vor (Zool. Anz. Vol. 31, 1908, p. 296).

### Gattung: **Phacus** Nitzsch.

Aehnelt Euglena, doch sind die Arten abgeplattet, mit starker, spiralgestreifter Pellicula, nicht metabolisch. Grüne Chromatophoren vorhanden.

Phacus longicaudus Duj. (Fig. 402). Süßwasser.

### Gattung: **Eutreptia** Perty.

Stark metabolische Art, Gestalt spindelförmig, hinten zugespitzt. Mit 2 gleich langen Geißeln, Chromatophoren.

Eutreptia viridis Perty in Süß- und Salzwasser (Fig. 147, S. 152).

### Gattung: **Trachelomonas** Ehrbg.

Die Gattung ist durch den Besitz einer Schale ausgezeichnet, welche mit allerhand Skulpturen auf der Außenfläche versehen sein kann. Sie ist eingeißelig und hat ein ähnliches Vakuolensystem wie Euglena. Es sind 2 bis viele Chromatophoren vorhanden, welche Pyrenoide enthalten können. Stigmen sind meist vorhanden. Stoffwechselprodukt Paramylum. Die Teilung erfolgt im Gehäuse, welches der Sprößling durch die Geißelöffnung verläßt, um dann ein neues Gehäuse auszuscheiden. Trachelomonas hispida Perty hat ein stachliges (Fig. 404), T. acuminata (Schmarda) ein hinten zugespitztes Gehäuse.

Fig. 404. Trachelomonas hispida Perty. Im Protoplasmakörper Stigma, kontraktile Vakuole, vier Chromatophoren mit Pyrenoiden, tiefe Einpflanzung der Geißel und Kern sichtbar. Vergr. ca. 800. (Nach Doflein.)

### Gattung: **Colacium** Ehrbg.

Die Einzelindividuen, von einer dünnen Gallerthülle umgeben, sind geißellos und sitzen auf einfachen oder verzweigten Gallertstielen. Stigma und scheibenförmige, randständige Chromatophoren vorhanden. Vakuolen wie bei Euglena.

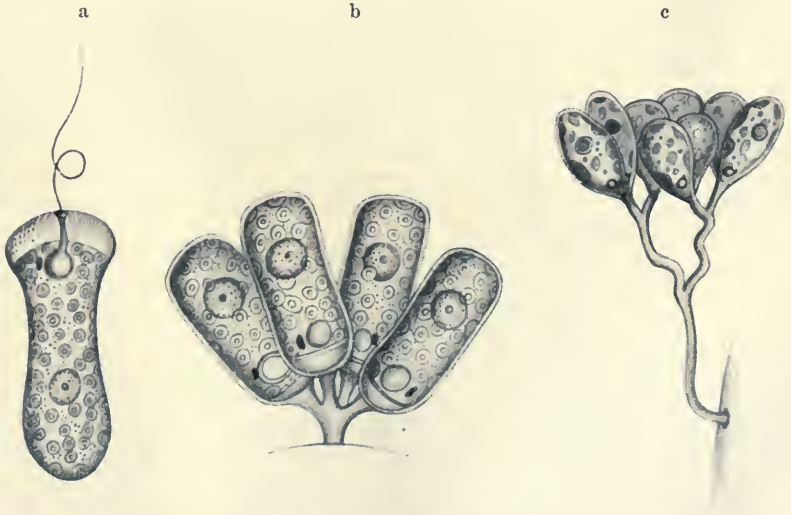



Fig. 405 a—c. a u. b Colacium calvum Stein, a Schwärmer, b festsitzende Individuen. c C. arbuscula Stein. Kolonie festsitzender Individuen. Vergr. 800. (Nach Stein.)

Schwärmer mit einer Geißel. Teilung in unbeweglichem Zustand. C. arbuscula Stein (Fig. 405c), C. calvum Stein (Fig. 405a und b).

## 2. Familie: **Astasiidae** Bütschli.

In den meisten Eigenschaften den Eugleniden sehr nahestehend, doch farblos. Ernährung saprophytisch. Mit 1 oder 2 Geißeln.

Fig. 406. Peranema trichophorum (Ehrb.) Mit doppelter Geißelwurzel, Stabapparat, kontraktiler Vakuole und Kern. Vergr. 1000. (Nach Doflein.)

### Gattung: **Astasia** Duj.

Sehr metabolisch, meist spindelförmig, eingeißelig, Kern meist in der hinteren Hälfte des Körpers gelegen. Oberfläche meist längsgestreift.

## 3. Familie: **Peranemidae** Stein.

Formenreiche Familie, welche daher oft in Unterfamilien geteilt wird. Die Gestalt der Arten ist meist bilateral, viele Formen kriechen auf der Unterlage; sie besitzen eine spaltförmige Mundöffnung, von der sich oft ein von festen Strukturen gestützter Kanal tief in den Körper hineinzieht. Die Ernährung ist saprophytisch und oft tierisch durch Aufnahme geformter Nahrung.

Viele Formen kriechen mit der Mundseite (Bauchseite) nach unten auf der Unterlage.

Von den zahlreichen Gattungen seien folgende angeführt:

### Gattung: **Peranema** Ehrbg.

Langgestreckte, spindelförmige Arten, vorn zugespitzt, mit sehr metabolischem Körper. Mit einer Geißel, welche in einer an der Bauchseite befindlichen Spalte entspringt. Dahinter Mundöffnung mit eigenartigem Staborgan. Pellicula spiralig gestreift. Kontraktile Vakuolen in der Mehrzahl vorhanden. Kern in der Mitte des Körpers, mit großem Binnenkörper. Bewegung kriechend.

Peranema trichophorum (Ehrbg., Fig. 406).

### Gattung: **Scytomonas** Stein.

Der Körper von Scytomonas pusilla Stein ist oval bis birnförmig, im Mittel 16 μ lang, Pellicula fest, Körper nicht metabolisch. Eine Geißel ragt am Vorderende aus einer Grube, welche sich in den Pharynx fortsetzt; eine kontraktile Vakuole mündet in das Reservoir. Am Grund der Geißel findet sich ein Basalkorn. Ernährung holozoisch (Bakterien, Kokken etc.). Die Vermehrung findet im beweglichen Zustand durch Längsteilung statt. Sehr regelmäßig ist Kopulation durch Isogamie zu beobachten (Fig. 408). Zwei Individuen

vereinigen sich, verschmelzen, ihre Kerne stoßen je zwei chromatische Klumpen aus und verschmelzen sodann zu einem Synkaryon. Die Zygote bildet eine Dauercyste.

Fig. 407.

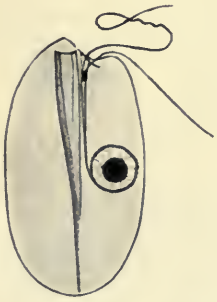


Fig. 407. Entosiphon sulcatum Duj. (Nach Prowazek.)

Fig. 408.

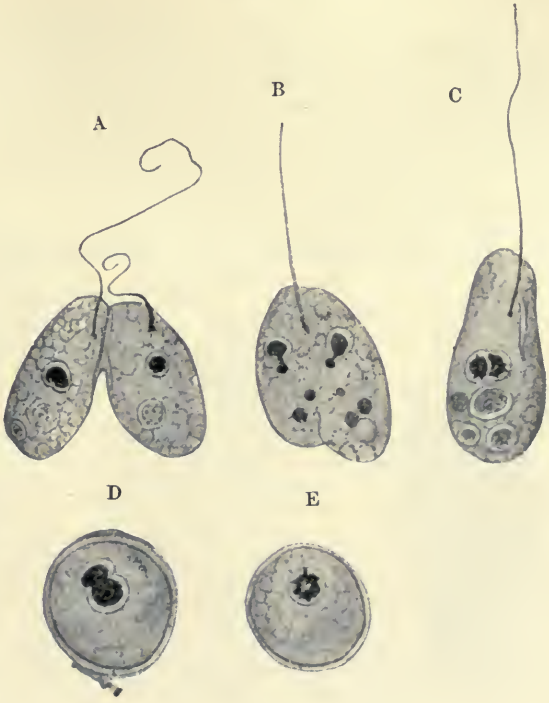



Fig. 408 A—E. Isogamie bei Scytomonas pusilla Stein. A Vereinigung der Gameten. B Reduktion. C Kernverschmelzung. D und E Encystierung der Zygote. (Nach Dobell.)

Die Art findet sich ganz regelmäßig in Infusionen aus Frosch- und Krötenkot.

Eine ähnliche, etwas größere Form ist Scytomonas major (Berliner).

### Gattung: **Urceolus** Mereschkowsky.

Farblose metabolische Formen, welche in einer derben Hülle stecken, welche vorn zu einem Trichter erweitert ist, aus dem die einzige Geißel hervorragt. Die Mundöffnung ist schlitzförmig und besitzt ein Staborgan.

Fig. 409. Urceolus cyclostomus Stein. Breiter Mundschlitz, tiefe Einpflanzung der Geißel, Staborgan und Kern erkennbar. Vergr. 800. (Nach Doflein.)

Die Ernährung ist rein animalisch. Beim Kriechen liegt der Trichter dem Boden auf. Bei U. cyclostomus (Stein, Fig. 409) ist die Membran spiralig gestreift, bei U. sabulosus Stokes ist der Körper mit einer Schleimschicht umhüllt, in welcher Sandkörnchen verklebt sind.

Gattung: **Petalomonas** Stein.

Farblose Arten von konstanter Eigenform, oft mit Längskielen auf der dicken Pellicula. Abgeplattet auf der Unterlage kriechend, eingeißelig, mit vorderer Mundöffnung in ventraler Mulde, neben ihr rechts Geißelursprung. Tiefer Schlund. Ernährung tierisch oder saprosmisch. P. angusta (Klebs).

Gattung: **Entosiphon** Stein.

Oval, abgeplattet, von starrer Körpergestalt. 2 Geißeln vorhanden. Mundöffnung am Ende eines eigenartigen vorstülpbaren „Staborgans", welches die ganze Körperlänge durchzieht.

Entosiphon sulcatum (Duj.) (Fig. 407).

Gattung: **Anisonema** Dujardin.

Farblose zweigeißelige Arten, mit einer Schwimm- und einer Schleppgeißel; Mund hinter der Geißelbasis am Anfang einer ventralen Längsfurche. Tierische Ernährung. Teilung in beweglichem Zustand. A. truncatum Stein (Fig. 410).

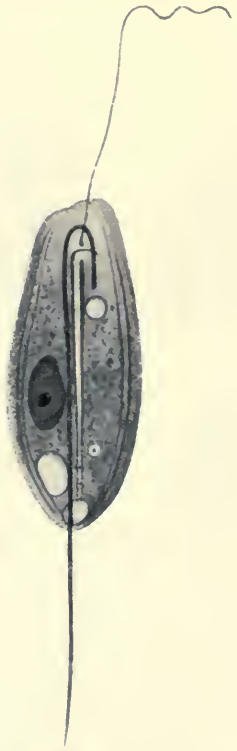


Fig. 410. Anisonema truncatum (Stein). Geißeln und Stabapparat. Vergr. 1000. (Nach Doflein.)

V. Ordnung:

## Phytomonadina Blochmann.

Diese Ordnung, aus vorwiegend mit grünen Chromatophoren versehenen Arten zusammengesetzt, wird vielfach statt den Protozoen den Algen zugerechnet, indem sie in der Ordnung der Chlorophyceen in der Nähe der Protococcoideen eingereiht wird. Tatsächlich zeigt sie sehr nahe verwandtschaftliche Beziehungen zu Algen, und direkte Uebergangsformen vermitteln zwischen beiden Gruppen. Da sie aber außer dieser unleugbaren nahen Verwandtschaft mit den Algen ebenso deutliche Beziehungen zu den Protozoen besitzt, so ist es notwendig, sie an dieser Stelle zu behandeln. Und dies ist um so mehr berechtigt, als das Studium der Phytomonadinen viele wichtige Tatsachen enthüllt, welche das Verständnis der Morphologie, der Physiologie und der Fortpflanzungsverhältnisse bei den übrigen Mastigophoren ganz bedeutend erleichtern, und welche im Allgemeinen Teil vielfach Erwähnung fanden.

Die Einzelindividuen der Phytomonadinen sind klein, ihre Form

abgeplattet rund, oval oder langgestreckt; sie sind formbeständig, nicht metabolisch. Der Körper ist von einer dünneren oder dickeren Cellulosemembran umschlossen, welche manchmal durch einen Zwischenraum vom Körperplasma getrennt ist; sie fehlt nur bei den Polyblephariden. Am Vorderende, meist durch einen Porus aus der Membran hervortretend, sind bei den typischen Formen 2 Geißeln vorhanden (selten 4—8). Rote Stigmen kommen vielfach vor. Die meisten Arten besitzen ein relativ großes, einen großen Teil des Körpers erfüllendes, vielfach becherförmiges, grasgrünes Chromatophor. Die Ernährung ist dementsprechend holophytisch. Aufnahme geformter Nahrung ist bei keiner Art nachgewiesen. Einige farblose Formen leben saprozoisch. Als Stoffwechselprodukt tritt allgemein Stärke auf. Hämatochrom (Karotin), welches die Zelle rot färbt, kommt bei vielen Arten vor (vgl. S. 80).

Die Teilung ist eine Längsteilung; sie verläuft innerhalb der Hülle, welche nach dem Ausschwärmen der Sprößlinge leer zurückbleibt. Erfolgen mehrere Teilungsschritte hintereinander, so steht jede nachfolgende Teilungsachse senkrecht auf der vorhergehenden.

Die bläschenförmigen Kerne teilen sich unter dem Bild einer primitiven Mitose, wobei deutliche chromosomenähnliche Bildungen auftreten, welche sich querteilen. Das Verhalten des Karyosoms ist noch nicht aufgeklärt (Fig. 411).

Fig. 411 a und b. Kernteilungsbilder von Chlamydomonadinen. a bei Polytoma uvella. (Nach G. Entz.) b bei Parapolytoma satura. Vergr. 2400. (Nach Jameson.)

Koloniebildung, welche zur Bildung freischwimmender Kolonialindividuen führt (vgl. S. 269), ist sehr verbreitet und gipfelt in der Entstehung so hoch individualisierter Zellstöcke, daß mit Recht die Volvociden als Bindeglieder zwischen einzelligen und vielzelligen Organismen betrachtet werden.

Geschlechtliche Vorgänge sind allgemein verbreitet, und zwar treten alle Formen der Iso- und Anisogamie bei der Kopulation auf, wie dies im III. Kapitel S. 201 etc. schon des näheren ausgeführt worden ist.

Wir teilen die Phytomonadinen in folgende Familien:

1) Polyblepharididae Dangeard,
2) Chlamydomonadidae Bütschli,
3) Volvocidae Ehrenberg.

### 1. Familie: **Polyblepharididae** Dangeard.

Diese Familie ist als niederste Gruppe der Phytomonadinen durch den Mangel einer Cellulosemembran und die Metabolie des Körpers charakterisiert. Sie vermittelt also den Uebergang zu den übrigen Flagellaten. Die hierher gehörigen Formen besitzen 4—8 Geißeln, ein mehr oder weniger becherförmiges Chromatophor mit Pyrenoid,

ein rotes Stigma, 1—2 kontraktile Vakuolen, bläschenförmigen Kern mit zentralem Binnenkörper.

Vermehrung durch Längsteilung ist bekannt; ebenso Dauercystenbildung, doch keine geschlechtlichen Vorgänge.

Süßwasserformen.

Pyramimonas tetrarhynchus Schm. Vorn verbreiterte, pyramidenförmige Art mit 4 langen Geißeln am Vorderende (Fig. 412). Am Vorderende 4 stumpf-flügelartige Fortsätze. Das becherförmige Chromatophor gelappt, je 2 Lappen in jedem der 4 Körperfortsätze. Pyrenoid im hinteren Teil des Chromatophors. In der Nähe das Stigma. Bei der Längsteilung erhält jedes der Tochtertiere 2 Geißeln, die beiden anderen werden neugebildet.

## 2. Familie: **Chlamydomonadidae** Bütschli.

Kleine, nicht koloniebildende Formen, mit Cellulosemembran [1]), nicht metabolisch. Form oval, kuglig, langgestreckt etc. Fast alle

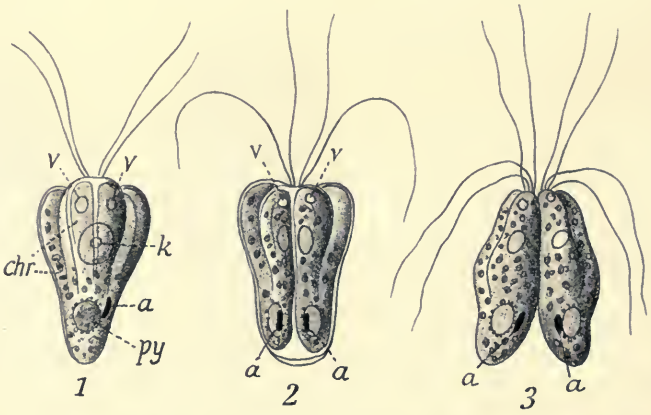



Fig. 412. Pyramimonas tetrarhynchus Schm. 1 Gewöhnliches agames Individuum. 2, 3 Stadien der Längsteilung desselben. *k* Kern. *chr* Chromatophor. *py* Pyrenoid. *a* Stigma. *v* Vakuole. (Nach Dill aus Oltmanns.)

Gattungen mit grünem Chromatophor. Pyrenoide kommen oft in der Mehrzahl vor. 2—4 Geißeln am Vorderende. 1—2 kontraktile Vakuolen nahe der Geißelbasis. Ein rotes Stigma meist vorhanden.

Vermehrung durch Längs- und scheinbare Querteilung innerhalb der Cellulosemembran (Fig. 413), freischwimmend oder in Ruhezuständen; dabei Zerfall in 2—8 und mehr Individuen. Bei der Teilung im Ruhezustand erinnern die Chlamydomonadinen an Palmellen. Sie können dann auch in Gallertmassen in großer Anzahl vereinigt sein.

Bildung von Dauercysten kommt vor (nach Verlassen der Cellulosemembran).

Befruchtung wird durch Kopulation von Iso- und Anisogameten bewirkt.

Ernährung meist holophytisch; einige Formen auch saprozoisch.

1) Hierzu ist zu bemerken, daß die Cellulosereaktionen nicht sicher sind; vor allem bei älteren Zellmembranen sind sie nicht zu erzielen. Bei manchen Stadien und bei Cysten sind sie jedoch wiederholt nachgewiesen worden.

Folgende Formen sind hervorzuheben:

1) Mit vier Geißeln:

Carteria Diesing (C. cordiformis [Cart.]). Annähernd kuglige Form mit 4 Geißeln am Vorderende, mit grünem Chromatophor,

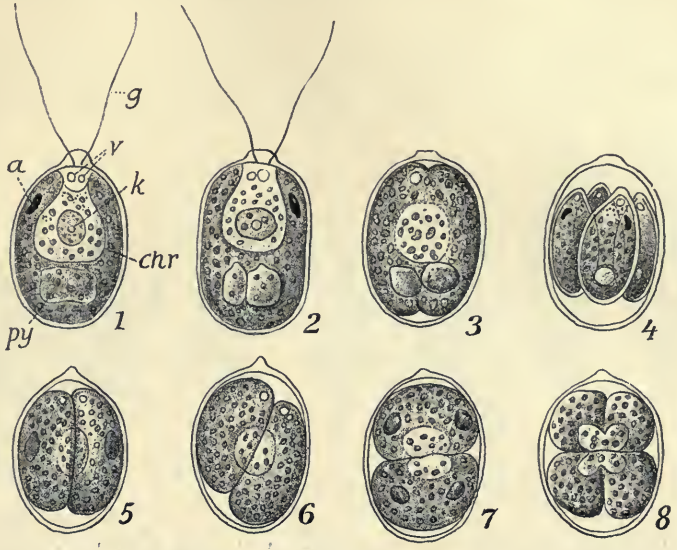



Fig. 413. 1—4 Chlamydomonas angulosa Dill. 5—8 Ch. longistigma Dill. Zur Erklärung der Teilungserscheinungen (Längsteilung und scheinbare Querteilungen vorgetäuscht durch nachträgliche Drehung). *chr* Chromatophoren. *g* Geißeln. *k* Kern. *py* Pyrenoid. *v* Vakuole. *a* Stigma. (Nach Dill aus Oltmanns.)

welches den größten Teil des Körpers erfüllt; mit rotem Stigma; kugliges Pyrenoid vorhanden. Kern und kontraktile Vakuole im Vorderteil des Körpers. Länge des Körpers ca. 20 μ. Eine sehr

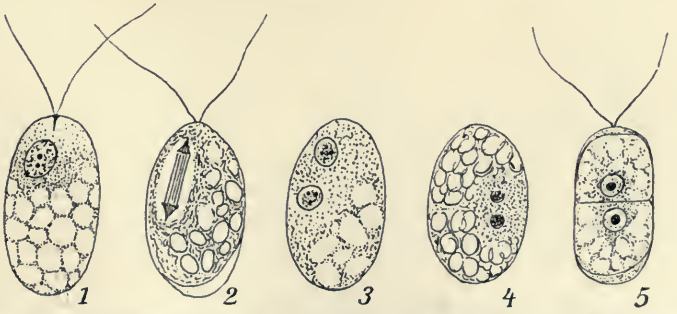



Fig. 414. Teilungsvorgang bei Polytoma uvella Ehrbg. 1—4 Kernteilung und Wanderung des Kerns, Uebergang der Längsteilung in die Querteilung. 5 Auftreten der quergestellten Teilungswand. (Nach Dangeard aus Oltmanns.)

ähnliche, vielleicht zur Gattung gehörige Form wurde von Keeble und Gamble als Symbiont und Erreger der grünen Farbe des acölen Turbellars Convoluta roscoffensis nachgewiesen (Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 51. 1907. p. 167).

2) Mit zwei Geißeln:

Chlamydomonas Ehrenberg (Ch. pulvisculus Ehrbg., Ch. monadina St., Ch. Steinii Gor. [Fig. 195, S. 190], Ch. Ehrenbergii Gor.

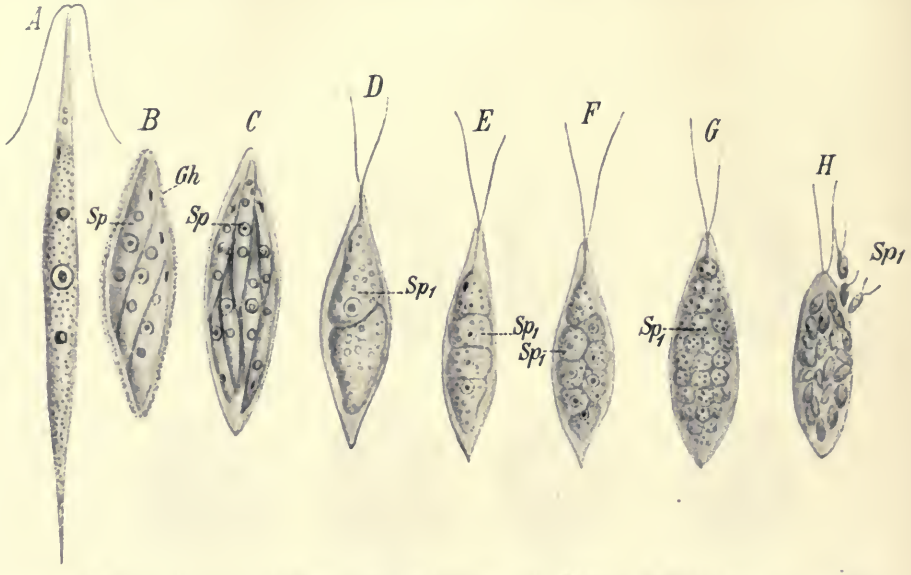



Fig. 415 A—H. Chlorogonium euchlorum. A Agames Individuum. B—C Entstehung der großen Gameten *(Sp)*, innerhalb einer Gallerthülle *Gh*. D—H Entstehung der kleinen Gameten *($Sp_1$)* durch fortgesetzte Teilungen in freibeweglichem Zustand innerhalb der kleinen Zellmembran. (Nach Stein.)

[Fig. 197, S. 191], Ch. Braunii Gor. [Fig. 203, S. 195], Ch. angulosa Dill. [Fig. 413, 1—4], Ch. longistigma Dill. [Fig. 413, 5—8]). Kuglige bis länglich-ovale, oft abgeflachte Formen mit zarter Membran, zweigeißelig. Membran vielfach am vorderen Ende kegelförmig erhoben. Größe der Arten 10—30 μ. Großes grünes Chromatophor stets vorhanden; in demselben Pyrenoide von verschiedener Gestalt. Rotes Stigma meist vorhanden. Die agame Vermehrung erfolgt im ruhenden Zustand durch Teilung innerhalb der Zellmembran (in 2—8 Sprößlinge; Fig. 413). Iso- und anisogame Kopulation mit nachfolgender Dauercystenbildung der Zygote (Fig. 195, S. 190; Fig. 197, S. 191; Fig. 203, S. 195). Chlamydomonaden verursachen durch ihr massenhaftes Auftreten nicht selten Grünfärbung von Wasserlachen und Tümpeln. Süßwasser. Chlamydomonas nivalis (früher in der Regel als Haematococcus nivalis bezeichnet) kommt auf dem Schnee der polaren und alpinen Gegenden vor und verursacht dort das Phänomen des roten Schnees oder Blutschnees. Diese Art ist infolge der Stickstoff- und Phosphorarmut ihres natür-

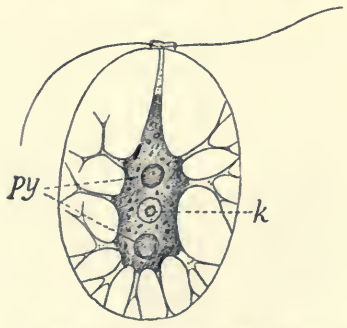



Fig. 416. Haematococcus Bütschlii Blochm. *K* Kern, *Py* Pyrenoid. (Nach Blochmann aus Oltmanns.)

lichen Nährmediums stets durch Hämatochrom (vgl. S. 80) stark rot gefärbt.

Polytoma Ehrenberg (P. uvella Ehrbg.). Im Grund genommen eine saprozoische, chromatophorenlose Chlamydomonas. Elliptisch, mit zarter Membran, Stigma, wenn vorhanden, blaßrot gefärbt. Körperlänge ca. 25 μ. Zahlreiche Stärkekörner im hinteren Teil des Körpers trotz saprozoischer Ernährung. Vermehrung ähnlich wie bei Chlamydomonas, jedoch Teilung im freischwimmenden Zustand (Fig. 414). Häufig in Infusionen und fauligem Sumpfwasser.

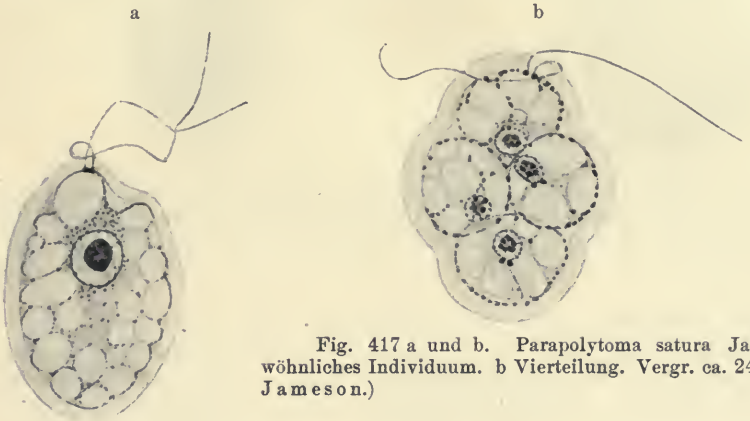



Fig. 417 a und b. Parapolytoma satura Jam. a Gewöhnliches Individuum. b Vierteilung. Vergr. ca. 2400. (Nach Jameson.)

Polytomella Aragao eine farblose Art mit 4 Geißeln gehört nach eigenen Untersuchungen zu den Polyblephariden.

Parapolytoma satura Jameson unterscheidet sich von allen übrigen Chlamydomonadinen durch das schief abgestutzte Vorderende, welches an Cryptomonadinen erinnert (Fig. 417a). Sie ist auch eine farblose Form, nimmt aber keine feste Nahrung auf, sondern lebt saprosmisch. Stigma fehlt. Stoffwechselprodukt nicht Stärke. Teilung in 4 Sprößlinge innerhalb der Membran (Fig. 417b).

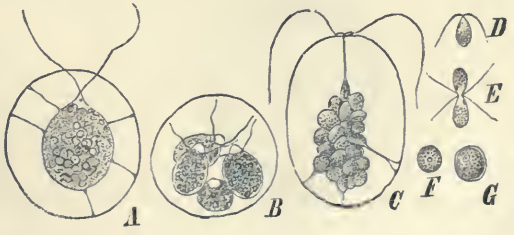



Fig. 418. A—B Haematococcus pluvialis. A Schwärmende Zelle. B Bildung der Schwärmsporen. Vergr. 360. C—H Haematococcus Bütschlii. C Gametenbildung. Vergr. 400. D Gamet. E Kopulation zweier Gameten. F, G Zygoten. Vergr. 800. (C—G nach Blochmann aus Strasburger.)

Chlorogonium Ehrenberg (Ch. euchlorum Ehrbg.). Spindelförmig langgestreckt (120 μ lang), mit grünem Chromatophor und rotem Stigma. Kern in der Mitte des Körpers. Zahlreiche kontraktile Vakuolen. Agame Vermehrung durch Zwei- und Mehrfachteilung. Anisogame Kopulation. (Vgl. Fig. 415.) Süßwasser.

Haematococcus Agardh (H. pluvialis A. Braun, Fig. 418 u. 419; H. Bütschlii Blochm., Fig. 416). Die zarte Membran steht von dem Plasmaleib weit ab, beide sind manchmal durch pseudopodienartige

Fortsätze verbunden (Fig. 416). Der vordere langgestreckte Fortsatz an seiner Befestigungsstelle manchmal mit röhrenartigen Bildungen verbunden, von denen auch die Geißeln ausgehen. Mit grünem Chromatophor, Stigma seitlich sitzend, Pyrenoide vorhanden. Mehrere

Fig. 419 A und B. Haematococcus pluvialis. A Nach mehrwöchentlicher Kultur in Molischs Nährlösung mit sehr wenig Hämatochrom; der Kern, drei Pyrenoide, und rechts das Stigma sind sehr deutlich. B Gewöhnliche Form aus Regenwasser mit sehr viel Hämatochrom. Innere Strukturen alle verdeckt, bei *S* das Stigma kaum sichtbar. (Nach Reichenow.)

kontraktile Vakuolen. Isogame Teilung in ruhendem oder beweglichem Zusand. Isogamie. H. pluvialis färbt oft Tümpel und Regenlachen stark grün oder rot. Die Dauercysten sind durch Hämatochrom lebhaft rot gefärbt.

Fig. 420.

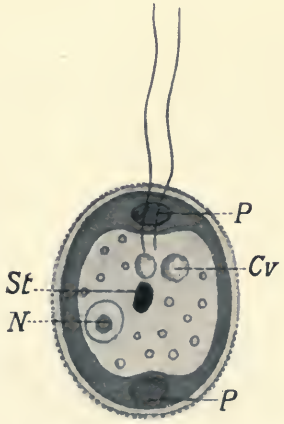



Fig. 421.

Fig. 420. Mesostigma viride. *N* Kern. *St* Stigma. *Cv* kontraktile Vakuole. Dunkelgrau ist das ringförmige, im Leben grüne Chromatophor dargestellt, welches zwei Pyrenoide (*P*) umschließt. (Nach Lauterborn.)

Fig. 421. Phacotus lenticularis Ehrbg. 1 im Profil, 2 von der Fläche, 3 Teilung und Oeffnung der Membranklappen, 4 Quellung der Gallerte, Schalenbildung der Tochtertiere. (Nach Stein aus Oltmanns.)

Mesostigma Lauterborn (M. viride Laut., Fig. 420). Chlamydomonas-ähnliche Form mit fein punktierter Membran, bandförmigem Chromatophor, zentral gelegenem Stigma und von der Mitte der Bauchseite entspringenden 2 Geißeln.

3) Hülle schalenartig aus zwei Teilen zusammengesetzt:

Phacotus Perty (Ph. lenticularis Ehrbg., Fig. 421). Die festen, skulpturierten, leicht in zwei Klappen zerfallenden Zellmembranen dieser Gattung veranlassen manche Forscher, für sie eine besondere Familie aufzustellen. Form flachgedrückt, linsenförmig; der Plasmakörper füllt das Innere der Membran nicht vollkommen aus. Die beiden Geißeln entspringen am Vorderende durch einen Kanal. Chromatophoren grün, Stigma vorhanden. Agame Teilung wie bei Chlamydomonas. Nach der Teilung weichen die Membranklappen auseinander, aber die Tochtertiere bleiben noch in einer Gallertmasse vereinigt, bis ihre Membran vollkommen entwickelt ist. Anisogamie der sehr großen Makrogameten mit sehr kleinen Mikrogameten.

### 3. Familie: **Volvocidae** Ehrenberg.

Innerhalb dieser Familie sehen wir den bedeutsamen Schritt von der Zellkolonie zum individualisierten Zellstock realisiert; die Volvo-

Fig. 422. Fig 423.

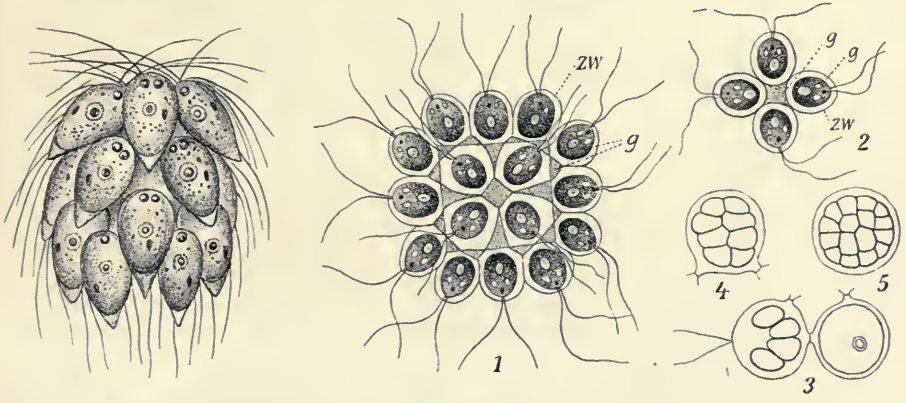



Fig. 422. Spondylomorum. (Nach Stein aus Oltmanns.)

Fig. 423. 1 Gonium pectorale. 2 Gonium sociale. 3—5 Furchungsstadien von G. pectorale. *G* Gallerte. *Zw* Zellwand. (Nach Migula aus Oltmanns.)

ciden zeigen uns, wie der Uebergang vom einzelligen zum vielzelligen Organismus vor sich gehen kann. Die einzelnen Zellen der Volvociden sind durchaus analog den Chlamydomonadinen gebaut. Sie besitzen 2 (nur bei Spondylomorum 4) gleich lange Geißeln, grüne Chromatophoren, Stigma, Cellulosemembran, nichtmetabolische Körperform, kontraktile Vakuolen.

Die agame Vermehrung findet durch Teilung der einzelnen Zelle innerhalb der Membran statt, wobei meist eine junge Kolonie sogleich entsteht. Dauercysten kommen vor.

Die Befruchtung findet durch iso- und anisogame Kopulation von ausschwärmenden geißeltragenden Gameten bei den niederen Formen statt und spezialisiert sich bei den höheren Formen bis zur Oogamie, der Kopulation eines spermatozoonartigen Mikrogameten mit einem eiartigen Makrogameten. Das ist auf S. 201 ff. ausführlicher dargestellt.

Die Volvociden sind alle holophytische Süßwasserbewohner.

Spondylomorum Ehrenberg (Sp. quaternarium Ehrenbg., Fig. 422, S. 451). Diese Gattung bildet den Uebergang von den Chlamydomonadinen, indem sie lose zusammenhängende hüllenlose, 50 μ lange Kolonien von je 16 Individuen bildet, deren jedes in seinem Bau Carteria sehr nahesteht und 4 Geißeln, Chromatophor, Stigma etc. besitzt. Die Individuen sind in 4 Kränzen derart angeordnet, daß ihre spitzen Enden nach hinten ragen, wobei sie sich alternierend ineinander fügen. Bei der agamen Vermehrung zerfallen gleichzeitig alle 16 Zellen in je eine neue 16-zellige Kolonie. Geschlechtliche Vorgänge unbekannt.

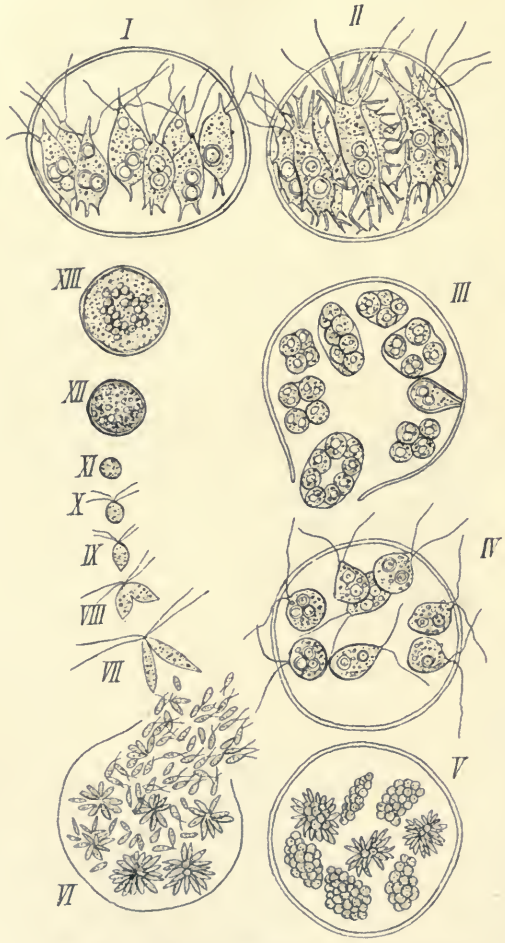



Fig. 424 I—XIII. Zeugungskreis von Stephanosphaera pluvialis Cohn. I—III Agamogonie. IV—VI Gamogonie. VII—XI Kopulation. XI—XIII Wachstum der Zygote. (Im Anschluß an Hartmann nach Hieronymus.)

Gonium O. F. Müller (G. pectorale Ehrbg. Fig. 274, S. 268, Fig. 423; G. sociale Cohn, Fig. 423, 2). Tafelförmige Kolonien aus 4 oder 16 Individuen, deren Geißeln nach einer Seite gewandt sind, und welche in eine Gallerthülle eingeschlossen sind. Chromatophor, Pyrenoid, Stigma vorhanden. Bei dieser relativ häufigen Form sind auch Dauercysten bei den einzelnen Individuen der Kolonie beobachtet worden. Isogamie. Die Dauercyste der Zygote ist rot gefärbt.

Stephanosphaera Cohn (St. pluvialis Cohn, Fig. 424). Kuglige Kolonien von ca. 60 μ Durchmesser, aus 8 Individuen zusammengesetzt, welche, parallel gestellt, einen Ring bilden und ihre beiden Geißeln so hervorstrecken, daß sie in einem dem Aequator parallelen, dem einen Pol der Kugel genäherten Kreis stehen. Chromatophor, Stigma, 2 bis 5 Pyrenoide vorhanden. Die Individuen erinnern durch ihre verzweigten Fortsätze an Zellen von Haematococcus. Kopulation isogam. Seltene Form.

Wahrscheinlich gehören Spondylomorum und Stephanosphaera nicht in die direkte Entwicklungsreihe der Volvocineen, sondern stellen

konvergente soziale Vereinigungen dar. Wir behandeln sie an dieser Stelle, da sie uns die steigende Reihe der höheren Organisierung unter den Volvocineen sehr gut ergänzen.

Stephanoon Schewiakoff (St. Askenasii Schew.). Kolonien von 16 Individuen, welche im Aequator eines abgeplatteten Rotationsellipsoids in zwei Reihen angeordnet sind. Großer Durchmesser der Kolonie 78 μ. Australien, Melbourne (Zit. nach Blochmann).

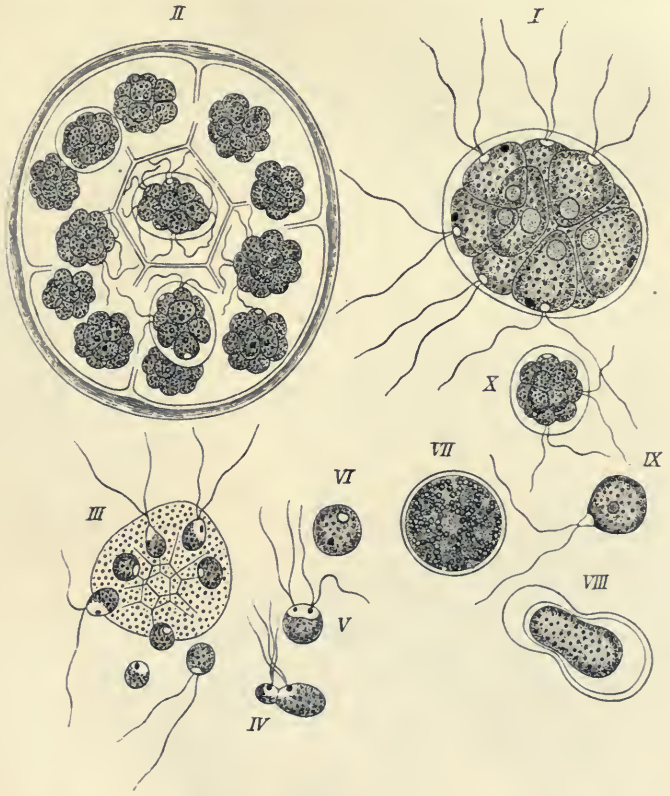



Fig. 425. Pandorina morum. I Agamer Individuenkomplex (Kolonialindividuum). II Agame Vermehrung der 16 Individuen der Kolonie zu 16 Toehterkolonien. III—X Geschlechtliche Fortpflanzung. III Aussehlüpfen der Gameten aus einem Teilindividuum. IV—VI Stadien der Anisogamie. VII Ruhende Zygote. VIII Keimung der letzteren. IX Der daraus aussehlüpfende Sehwärmer. X Dessen Umwandlung durch metagame Teilungen in ein junges Kolonialindividuum. (Nach Pringsheim aus Oltmanns.)

Pandorina Ehrenberg (P. morum Ehrbg., Fig. 425). Kuglige Kolonien von 16, selten 32 fast herzförmigen Individuen, welche im Zentrum der Kugel zusammenstoßen und von einer oft geschichteten Hülle umschlossen sind. Eine Kolonie hat einen Durchmesser von 60—70 μ. Anisogamie unvollkommen ausgebildet, Dauercyste der Zygote rot. Häufige Form.

Platydorina Kofoid (Platydorina caudata Kof., Fig. 426). Die Kolonien bilden Täfelchen von individualisierter Form (vgl. Fig. 426, 1 und 2) mit gebogener Vorder- und in Spitzen aus-

gezogener Hinterkante. Eine schraubige Drehung bewirkt bei der Bewegung Rotation. Die 32 Individuen sind in einer Schicht so angeordnet, daß abwechselnd je eines seine Geißeln zu der einen Tafelseite wendet. Jede Seite hat also $16 \times 2 = 32$ Geißeln. Illinois River, Nordamerika.

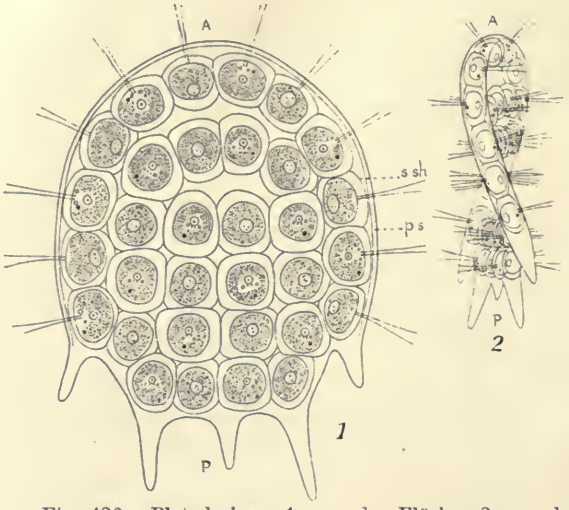



Fig. 426. Platydorina. 1 von der Fläche, 2 von der Kante des Stockes gesehen. *A* Vorder-, *P* Hinterende. *s.sh* Wand der Einzelzellen. *p.s* gemeinsame Gallerthülle. (Nach Kofoid aus Oltmanns.)

Eudorina Ehrenberg (Eudorina elegans Ehrbg., Fig. 427). Die bis 150 μ im Durchmesser erreichenden kugligen Kolonien dieser Gattung bestehen aus 32 (selten 16) kugligen Individuen von je 18 bis 24 μ Durchmesser. Die Einzelindivi-

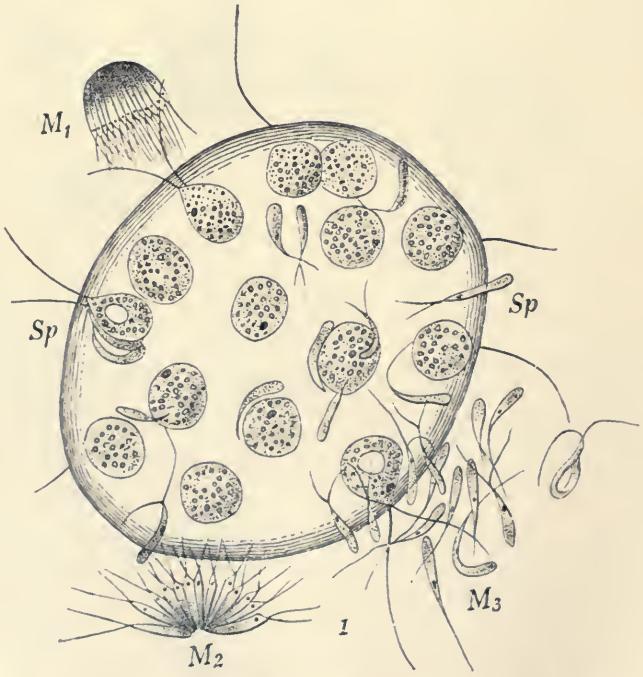



Fig. 427. Eudorina elegans. Weibliches Kolonialindividuum, umgeben von Mikrogameten und Paketen von solchen. *Sp* Mikrogameten. $M_1$ Bündel von solchen, an den Geißeln eines Makrogameten verfangen. $M_2$ Bündel in Auflösung. $M_3$ dasselbe aufgelöst, Mikrogameten eindringend und kopulierend. (Nach Goebel aus Oltmanns.)

duen reichen nicht bis zum Zentrum der Kolonie, sondern sind in regelmäßigen Abständen in einer Schicht an der Innenseite der gallertigen Kolonialhülle verteilt. Die Befruchtung ist anisogame Kopulation, welche sich schon sehr der Oogamie nähert. Kolonien rein männlich oder rein weiblich. Die grünen Makrogameten unterscheiden sich kaum von agamen Zellen; die Mikrogameten sind schmal, gelb gefärbt und entstehen in Bündeln von 64 aus einem Individuum der Kolonie. Dauercyste der Zygote rot. Ziemlich häufig.

Pleodorina Shaw, Pl. illinoisensis Kof. (Fig. 277, S. 270) steht Eudorina sehr nahe. Doch ist stets die S. 270 erwähnte Differenzierung in 28 generative und 4 somatische Zellen vorhanden.

Einen weiteren Schritt der Annäherung an Volvox stellt Pleodorina californica Shaw dar, von deren 128 Zellen 64 somatisch und 24 generativ sind (Fig. 428). Die somatischen Zellen, welche

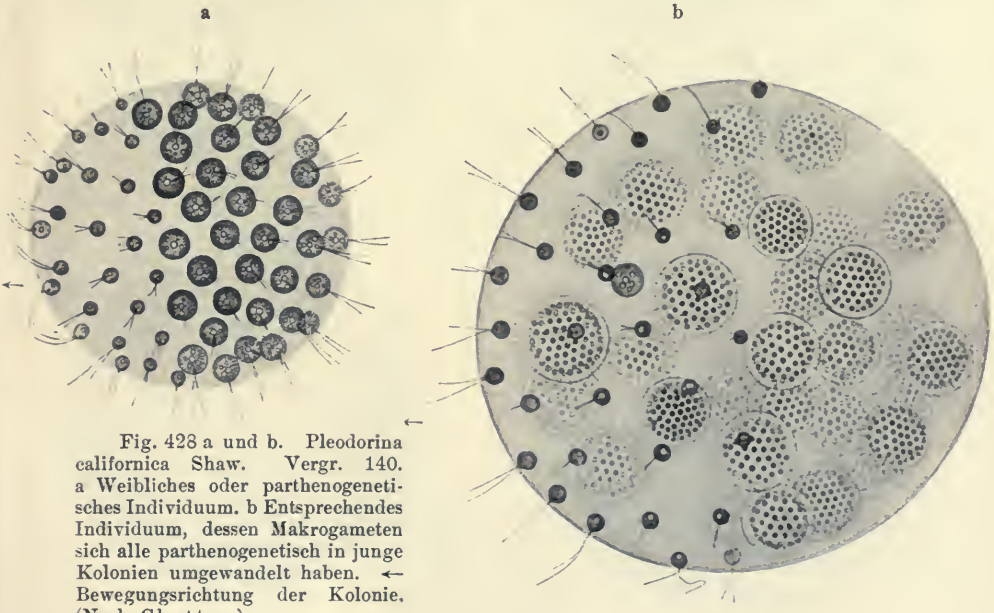



Fig. 428 a und b. Pleodorina californica Shaw. Vergr. 140. a Weibliches oder parthenogenetisches Individuum. b Entsprechendes Individuum, dessen Makrogameten sich alle parthenogenetisch in junge Kolonien umgewandelt haben. ← Bewegungsrichtung der Kolonie. (Nach Chatton.)

selbst nicht fortpflanzungsfähig sind, sterben nach der Fortpflanzung der generativen; letztere sind zweierlei Art: große kuglige Zellen, die sich parthenogenetisch (Fig. 428b) oder nach erfolgter Befruchtung fortpflanzen und ähnlich wie bei Eudorina gebaute Mikrogameten. Mikrogameten und Makrogameten werden, wie bei Volvox von besonderen Individuen erzeugt. Nur die somatischen Zellen haben ein Stigma, welches den generativen fehlt.

Volvox Linné (V. globator Ehrbg., Fig. 429; V. aureus Ehrbg.). Die Kolonien dieser Gattung bilden hohle Kugeln; deren dünne Wand besteht aus sehr zahlreichen kleinen Individuen (12000 bis 22000), welche in eine gallertige Hülle gemeinsam eingeschlossen sind. Die gequollenen Membranen der Einzelindividuen sind polygonal abgeplattet. Die kleinen Individuen, welche die somatischen Zellen dieses primitiven Metazoons darstellen, sind nicht fortpflanzungsfähig. Sie besitzen 2 Geißeln, ein grünes Chromatophor mit

einem Pyrenoid und einem roten Stigma, zentral gelegenen Kern und zwei kontraktile Vakuolen, und sind untereinander durch feinere oder gröbere Plasmastränge verbunden.

Die geschlechtliche wie ungeschlechtliche Fortpflanzung wird durch besondere Zellen vermittelt, welche fast ausschließlich im unteren Teil der Kugeln (Polarität!) auftreten (vielleicht da sich diese

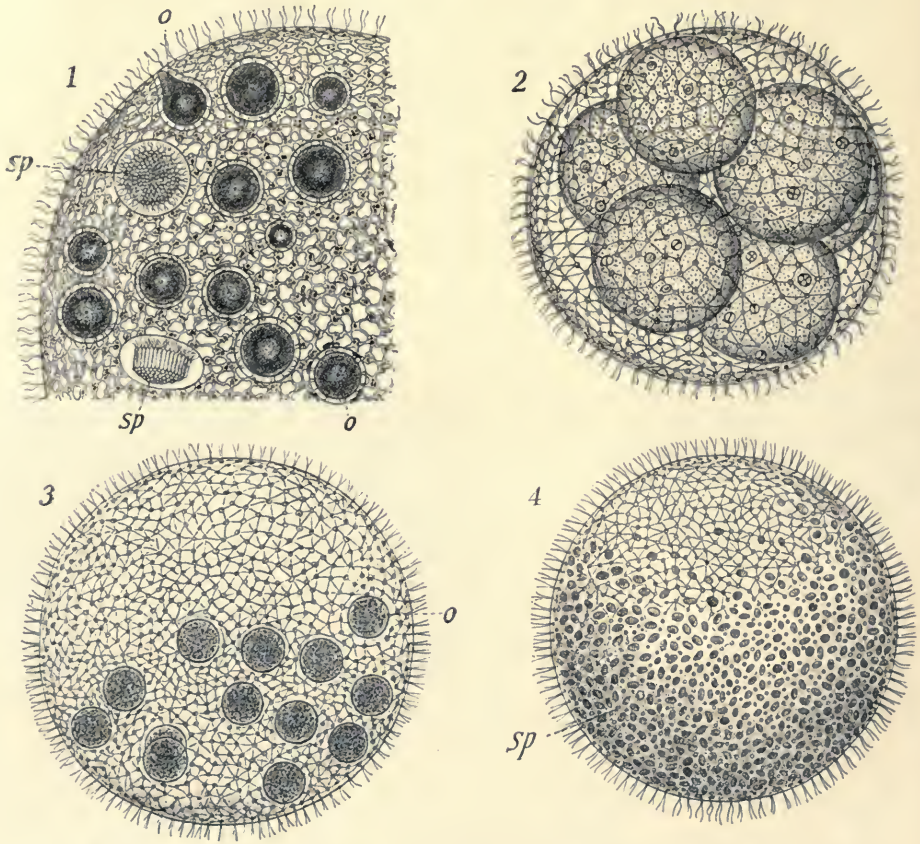



Fig. 429. 1 Volvox globator. (Nach Cohn.) Geschlechtlicher Stock mit Makrogameten *(o)* und Paketen von Mikrogameten *(sp)*. 2—4 Volvox aureus. (Nach Klein.) 2 Agamer Stock mit jungen Tochterstöcken im Innern des Kugelhohlraums. 3 Geschlechtlicher (weiblicher) Stock mit Makrogameten *(o)*. 4 Männlicher Stock mit Mikrogametenbündeln *(sp)*. (Aus Oltmanns.)

infolge ihres Gewichtes drehen?). Die „Parthenogonidien", welche meist nur in der Zahl von 6—8 vorhanden sind, lassen durch Zellteilung kleine Kolonien entstehen. Die eiähnlichen Makrogameten machen Reifungsteilungen durch und werden durch die kleineren, zweigeißligen, gelben, in Bündeln von 8—256 entstehenden Mikrogameten (Fig. 429) befruchtet. Es können alle 3 Sorten von Fortpflanzungszellen bei einem Individuum vorkommen, doch kommen bei V. aureus Individuen vor, welche jeweils nur eine Form von Fortpflanzungszellen beherbergen.

Beide Arten häufig im Süßwasser.

## Algenähnliche Entwicklung von Phytomonadinen.

Schon seit langer Zeit wird immer wieder auf die nahen Beziehungen der Phytomonadinen zu algenähnlichen Organismen hingewiesen. Wir finden auch in dieser Ordnung eine Gruppe von Formen, welche sich in der Organisation Algen sehr nähern oder sogar zu Algengruppen überleiten. Ja, wir können sogar sagen, daß

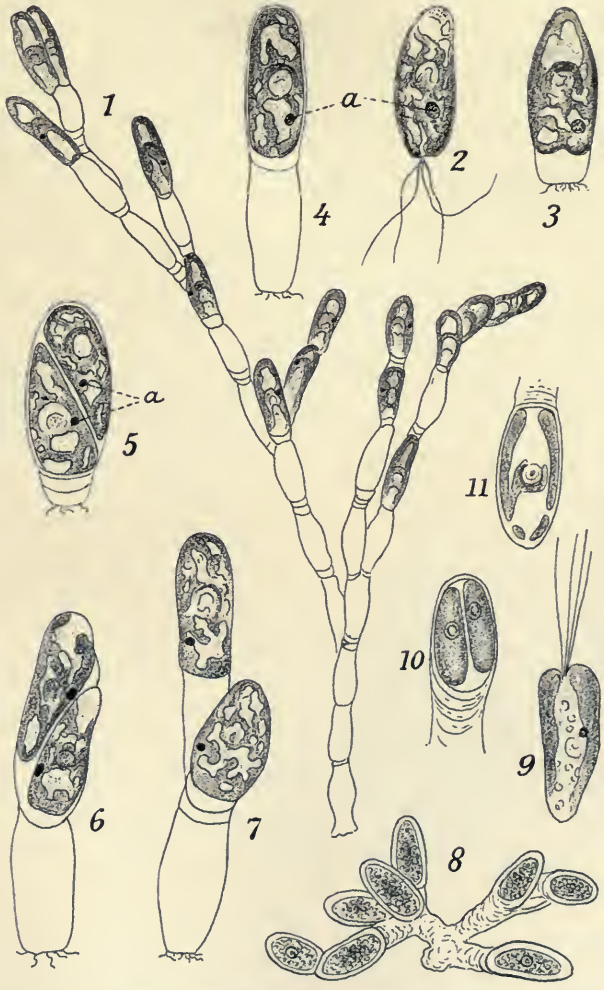



Fig. 430. 1—7 Chlorodendron subsalsum nach Davis. Habitus, Schwärmerbildung und Verzweigung der Kolonie, 8—11 Prasinocladus nach Kuckuck.

die ganze Ordnung der Phytomonadinen einen Uebergang zu Algen vermittelt durch ihre Membranbildung, ihre Teilungsweise, Gametenbildung, Kolonienbildung und Stoffwechselprodukte. Die ganze Familie der Volvociden stellt eine Entwicklungsreihe dar, welche an Entwicklungsreihen von Algen gemahnt. Die Ordnung der Phytomonadinen eröffnet uns erst das Verständnis für einige Gruppen der

niederen Algen, so daß jede Darstellung der Algen ohne Berücksichtigung der Phytomonadinen unvollständig wäre. Ebenso wichtig sind sie aber auch für das Verständnis der Mastigophoren und damit der Protozoen in ihrer Gesamtheit. Unter diesen stellen sie einen einseitig nach der pflanzlichen Seite differenzierten Ast dar.

Als eine Uebergangsgruppe zu typisch algenartigem Wachstum sei hier erwähnt die:

### Familie: **Chlorodendridae** Oltmanns.

Die Familie umfaßt eine Anzahl Arten, deren Einzelindividuen sich in der Organisation den Polyblephariden anschließen. Sie haben aber die dauernde Beweglichkeit verloren und sind auf verzweigten Stielen in Bäumchenform vereinigt, so im Bau an Chrysocapsiden, Phaeocapsiden und bis zu einem gewissen Grad an Phytodiniden und Colacium erinnernd.

### Gattung: **Chlorodendron** Senn.

Ch. subsalsum (Davis) bildet verzweigte Stiele aus hyaliner Gallerte, welche durch Querwände gekammert sind; in den Enden enthalten sie ruhende Individuen mit grünem oder schwach bläulichem, band- oder becherförmigem, netzförmig durchbrochenem Chromatophor, rotem Stigma und Stärke als Stoffwechselprodukt. Diese Zellen können als neue viergeißelige Schwärmer frei werden (Fig. 430, 2). Solche setzen sich mit dem geißeltragenden Vorderende fest, umgeben sich mit einer Membran und wachsen in die Länge. Indem sie sich in das obere Ende der Membran zurückziehen, entsteht ein Hohlraum unter ihnen; der wird durch eine Querwand abgeteilt (Fig. 430, 3—4). Durch Wachstum der Membran und Bildung weiterer Querwände wächst der Faden, der nur in seinem äußersten Ende ein lebendes Individuum von Chlorodendron beherbergt.

Die Verzweigung des Fadens erfolgt nach schräger Teilung der Zelle (Fig. 430, 5, 6 u. 7). Jede Tochterzelle bildet als Basis einen Membranschlauch aus.

Möglicherweise gehört auch der marine Prasinocladus hierher; diese von Kuckuck entdeckte Form hat grüne Zellen, welche als Schwärmer viergeißelig sind und beim Festsetzen das Vorderende nach unten kehren, um Stiele aus Gallertmassen zu bilden. Durchbrochenes Chromatophor und Stigma sind auch hier vorhanden. Die Verzweigung erfolgt durch Längsteilung (Fig. 420, 8—11).

---

Die Algengruppe, welche sich am engsten an die Phytomonadinen anschließt und zwar direkt an die Chlamydomonadinen, ist die Familie der Tetrasporidae, deren Zellen vollkommen wie Chlamydomonadinen organisiert sind. Sie liegen normalerweise in Gallertlagern eingebettet, welche sie aber leicht im zweigeißeligen Schwärmerzustand verlassen, in dem sie nicht von Chlamydomonasarten unterscheidbar sind.

## Anhang: **Chloromonadina** Klebs.

Hier sei eine Gruppe eingefügt, über deren natürliche Verwandtschaft noch keine Gewißheit vorliegt, und der man ihre definitive Stellung im System nicht anweisen kann, ehe genauere Untersuchungen durchgeführt sind.

Von den übrigen grünen Flagellaten unterscheiden sich die Chloromonadinen durch den Ton ihrer kleinen grünen scheibenförmigen Chromatophoren, welcher meist maigrün, nur selten grasgrün ist. Bei Säurezusatz färben sie sich blaugrün. Eine hierher gerechnete Form ist farblos und ernährt sich wahrscheinlich von geformter Nahrung (Thaumastomastix Ltb.). Stigmen sind niemals vorhanden. Stoffwechselprodukt fettes Oel, niemals Stärke oder ähnliche Kohlehydrate.

Die Organisation des Körpers scheint eine hohe zu sein. Die Flagellaten sind relativ groß (30—100 μ Länge). Sie sind dorsoventral abgeplattet und weisen an der Ventralseite oft eine Furche auf. Die zu den Chloromonadinen gerechneten Formen sind ein- oder zweigeißlig. In letzterem Fall können die Geißeln gleich oder ungleich und die eine als Schleppgeißel ausgebildet sein, welche in der Ventralfurche nach hinten verläuft.

Bei allen Formen ist — anders als bei den Euglenoidinen — die Hautschicht sehr zart. Der Kern ist relativ groß und scheint eine kompliziertere Struktur zu besitzen. Bei einigen Formen befinden sich im Ektoplasma stäbchenförmige Gebilde, die auf Reize hin nach Art von Trichocysten lange Gallertfäden ausschleudern.

Sehr charakteristisch ist das stets am Vorderende gelegene Vakuolensystem; in der Nähe des Geißelansatzes bildet sich aus mehreren kleinen Vakuolen eine nach außen sich entleerende Pulsblase. An der gleichen Stelle kann sich auch ein großer, oft dreieckiger Hohlraum finden, der nach außen mündet und in den sich wohl die kontraktilen Vakuolen ergießen.

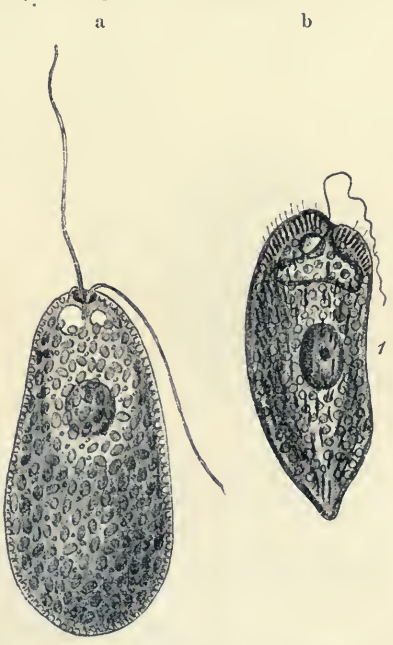



Fig. 431 a und b. a Vacuolaria virescens Cienk. (Nach Senn.) b Rhaphidomonas semen Stein. (Nach Stein.)

Die noch kaum untersuchte Teilung verläuft im Ruhezustand in Cysten, welche von einer derben Wand oder dicken Gallertschichten umgeben sind.

Ich kann mich nicht entschließen, die Chloromonadinen als eine Ordnung der Phytomastiginen anzuerkennen. Die hier zusammengefaßten Formen machen keinen einheitlichen Eindruck. Trotz ihrer hohen Organisation machen manche Arten den Eindruck von Uebergangsformen. Von den Euglenoideen, denen sie äußerlich ähnlich

sehen, sind sie durch den Mangel der Pellicula, den Farbstoff und das Stoffwechselprodukt, von den Polyblephariden und Chlamydomonadinen durch beide letztere Eigenschaften und den Mangel des Stigmas unterschieden.

Weitere Untersuchungen müssen uns über die Organisation und Stellung der hier aufgeführten Formen unterrichten.

Gattung: Vacuolaria Cienkowsky, sehr metabolisch mit zahlreichen, kleinen, scheibenförmigen Chromatophoren. Schwimmgeißel nach vorn, Schleppgeißel nach hinten gerichtet, fast gleich lang und in einer vorderen Einsenkung entspringend. Gallertcysten bekannt. V. virescens Cienk. (Fig. 431 a).

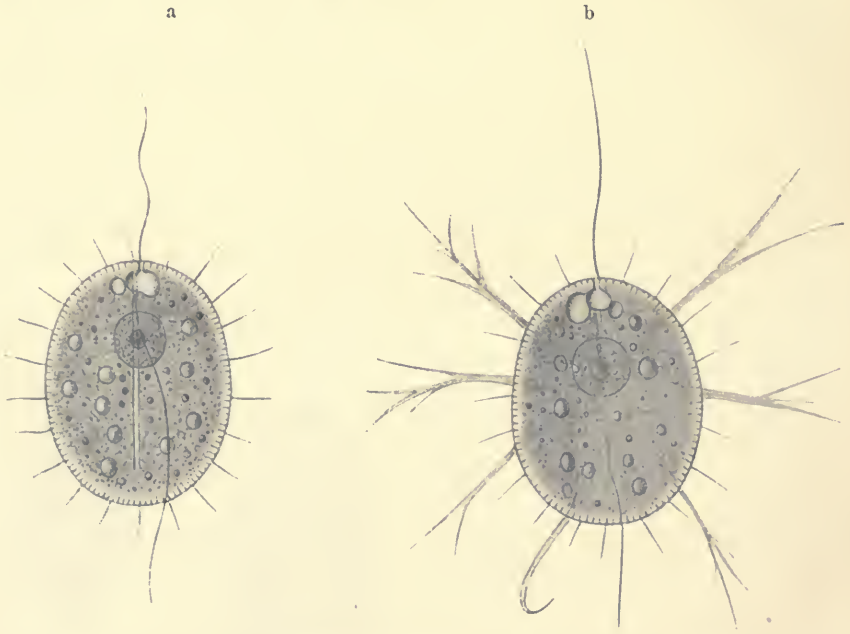



Fig. 432 a und b. Thaumastomastix setifera Lauterb. a Freischwimmend, b mit Pseudopodien. Vergr. 1000. (Nach Lauterborn.)

Gattung: Rhaphidomonas Stein. Rh. semen Stein ist durch den Besitz von trichocystenähnlichen Bildungen am Vorderende des starren, eiförmigen, dorsoventral abgeplatteten Körpers ausgezeichnet (Fig. 431 b).

Gattung: Gonyostomum Diesing, Formen mit scheibenförmigen zahlreichen Chromatophoren und sehr deutlichen trichocystenähnlichen Gebilden. G. depressum Lauterb., G. semen Dies.

Gattung: Thaumastomastix Lauterb. Farblose Form, welche, wahrscheinlich zur Aufnahme geformter Nahrung, Rhizopodien zu bilden vermag. Mit pellicularen Borsten besetzt, Schwimmgeißel und Schleppgeißel vorhanden. Th. setifera Ltb. (Fig. 432).

Schließlich sei hier noch eine Form kurz erwähnt, deren Wesen und systematische Stellung noch durchaus nicht klar erkannt ist, die sogenannte Chloramoeba heteromorpha Bohlin. Es ist dies eine nackte, begeißelte, amöboide Form, mit einem Kern und einer kontraktilen Vakuole. Von den zwei Geißeln ist eine erheblich länger als die andere. Im Plasma finden sich 2—6 linsenförmige Chromatophoren von gelbgrüner Farbe. Als Assimilationsprodukt tritt Oel in zahlreichen Tropfen auf. Teilung ist noch nicht beobachtet. Chloramoeba wird im Dunkeln in 2—4-proz. Lösungen von Dextrose oder Lävulose farblos und vermehrt sich intensiv. Dann wird sehr reichlich Oel angehäuft, was auch in den ovalen Dauercysten geschieht.

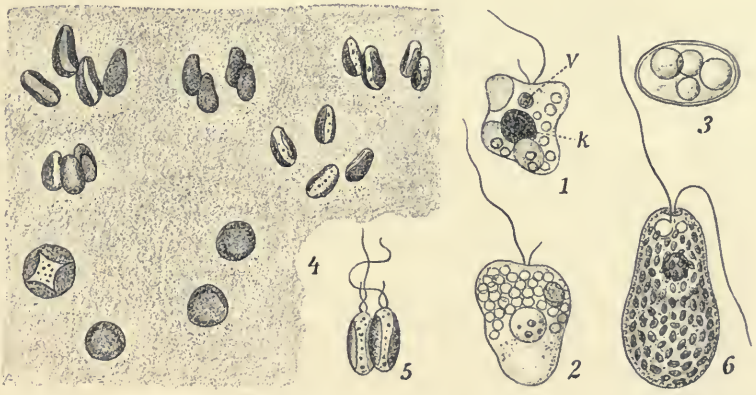



Fig. 433. 1—3 Chloramoeba heteromorpha Bohl. nach Bohlin, 4, 5 Chlorosaccus fluidus Luther, nach Luther, 6 Vacuolaria virescens Cienk., nach Senn.

Neuere eigene Untersuchungen lassen mich vermuten, daß die Form eventuell ganz anders gedeutet werden muß; doch sind meine Beobachtungen noch nicht abgeschlossen.

In die Nähe dieser Gattung stellen schließlich manche Autoren Chlorosaccus fluidus Luther, eine Form, welche kugelförmige Kolonien bildet. Diese sind zarte, mit Flüssigkeit gefüllte Gallertkugeln, deren Wand umgekehrt birnförmige Zellen einschließen, die mit dem spitzen Ende nach Außen gekehrt sind. Da diese sich zwei Mal längsteilen, so findet man vielfach Gruppen von je 4 Individuen in der Gallerte liegen. Jede besitzt zwei gelbgrüne Chromatophoren. Kern und Vakuolen sind wie bei Chloramoeba gebildet. Bei der Bildung neuer Gallertkolonien teilen sich die Zellen zwei Mal und bilden 4 Schwärmer, welche länglich-oval sind und je eine kurze und eine lange Geißel besitzen. Hier läge also wieder eine Form vor, deren Individuen den längsten Teil ihres Lebens unbeweglich zubringen. Oelhaltige Dauercysten sind auch bei dieser Art bekannt.

II. Unterklasse:

## Zoomastigina.

Diese Unterklasse umfaßt meist kleine Formen mit einer bis vielen Geißeln, welche sich entweder ausgesprochen tierisch, durch Aufnahme geformter Nahrung, oder saprosmisch von organischen Flüssigkeiten ernähren. Keine der hierhergehörigen Formen lebt holophytisch oder besitzt Chromatophoren oder einen Energieumwandlung vermittelnden Farbstoff. Viele Formen haben eine deutliche Mundöffnung, andere eine Mundstelle an der die Nahrungsaufnahme unter Vakuolenbildung erfolgt.

Die Fortpflanzung erfolgt durch Längsteilung im freien Zustand; Teilung in Cysten, multiple Teilung in freiem und encystiertem Zustand ist ebenfalls bei zahlreichen Formen beschrieben worden.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß bei den Zoomastiginen bisher geschlechtliche Vorgänge überhaupt noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen sind. Dies deutet darauf hin, daß sie bei dieser Ordnung jedenfalls nicht zu den regelmäßigen Erscheinungen gehören. Die wenigen beschriebenen Fälle sind nicht nachgeprüft und beziehen sich meist auf zweifelhafte Beobachtungen über angebliche Autogamie.

Wir teilen die Zoomastigina in folgende fünf Ordnungen ein, welche in der angegebenen Reihenfolge eine steigende Komplikation des Körperbaues erkennen lassen:

1. Ordnung: Protomonadina Blochmann,
2. „ Polymastigina Blochmann,
3. „ Hypermastigina Grassi,
4. „ Distomatina Klebs,
5. „ Cystoflagellata Haeckel.

Die niedrigst stehenden Zoomastiginen sind die Protomonadinen, welche nahe Beziehungen zu den Chrysomonadinen zeigen. Ja, manche Protomonadinen können direkt als farblos gewordene Chrysomonadinen bezeichnet werden. Dennoch erscheint es mir nicht zweckmäßig, sie, wie wir das mit den farblosen Cryptomonadinen und Euglenoidinen getan haben, zwischen ihre chromatophorenbesitzenden Verwandten einzureihen; denn sie bilden offenbar den Ausgangspunkt für eine Entwicklungsreihe immer komplizierterer Formen, welche ganz selbständig sind und keinen direkten Zusammenhang mit Phytomastiginen mehr erkennen lassen, wie die Herpetomonadiden, die Polymastiginen und Hypermastiginen. Bemerkungen über Zusammenhänge und Ableitung finden sich bei den einzelnen Gruppen.

I. Ordnung:

## Protomonadina Blochmann.

Diese Ordnung enthält meist kleinere, oft selbst sehr kleine Formen, welche nicht selten Kolonien bilden. Der Körper ist nackt oder hat eine sehr zarte Pellicula; er kann amöboide Beweglichkeit zeigen oder ist wenigstens sehr metabolisch. Die Protomonadinen

haben entweder nur eine Geißel, welche meist am Vorderende sitzt, oder zwei gleiche Geißeln, oder zwei ungleiche Geißeln (Haupt- und sehr kleine Nebengeißel oder Haupt- und Schleppgeißel). Bei manchen, besonders parasitischen Formen tritt zu einer Hauptgeißel eine meist stark entwickelte undulierende Membran hinzu.

Eine besondere Mundstelle ist meist deutlich erkennbar und liegt an der Geißelbasis; ein wohlentwickelter Schlund ist bei keiner Art nachgewiesen. Die Nahrungsaufnahme geschieht bei solchen Formen unter Vakuolenbildung. Viele Formen sind saprosmisch.

Die stets in der Einzahl vorhandenen Kerne sind bläschenförmig und besitzen einen massigen, achromatischen Binnenkörper, während das Chromatin im Außenkern enthalten ist. Der Binnenkörper spielt bei der Teilung eine Rolle als Teilungsapparat; während der Kernteilung bleiben die Substanzen von Binnenkörper und Außenkern unvermischt nebeneinander. Von Fortpflanzungserscheinungen ist bisher nur Längsteilung und multiple Teilung bekannt.

Die Ordnung ist im nachfolgenden Abschnitt in 3 Familien eingeteilt. Die Familie der Rhizomastigina ist von mir den Rhizopoden angeschlossen worden.

Bisher wurden die Protomonadinen in eine größere Anzahl von Familien (8—10) geteilt. Ferner wurden die sicher zu ihnen gehörigen Trypanosominen und Bodoninen vielfach abgetrennt und mit den Hämosporidien zu einer besonderen Ordnung vereinigt. In diesem Werk wird zum ersten Male ein neues System zur Anwendung gebracht, welches sich durch Einfachheit und Uebersichtlichkeit auszeichnet und zugleich nach meiner Meinung die natürlichen Beziehungen der Gruppen zum Ausdruck bringt.

In der Ordnung der Protomonadinen läßt sich eine Reihe von Formen erkennen, deren höchstentwickelte zu den Polymastiginen überleiten. Die niedersten Formen sind von großer amöboider Beweglichkeit, während die höchsten schon sehr formbeständig sind. Bei den letzteren hat sich eine deutliche Pellicula entwickelt. Die Geißeln der Protomonadinen, welche stets ein Basalkorn besitzen, können sich in einen Rhizoplasten fortsetzen, der entweder frei im Plasma endet oder sich im Kern verankert. Bei den höchsten Formen der Reihe befindet sich an der Geißelbasis ein eigenartiger Basalapparat, der Blepharoplast, ein stark färbbares Körperchen, welches sich bei den Teilungen selbständig mitteilt.

Eingeißlige und zweigeißlige Formen bilden durch die ganze Unterordnung zwei parallele Reihen, so daß wir in jeder Familie je eine eingeißlige und eine zweigeißlige Unterfamilie nebeneinander finden.

Bei den zweigeißligen Formen sind die Geißeln fast stets in Bau und Funktion ungleich. Nur bei den Amphimonadinen finden sich zwei gleiche Geißeln. Diese Gruppe scheint sich nicht zu höheren Formen weiterentwickelt zu haben.

Die niedrigsten Protomonadinen, die Eumonadiden, schließen sich in vielen Beziehungen eng an die Chrysomonadinen an. Sie machen vielfach den Eindruck, als seien sie farblos gewordene, tierisch sich ernährende Chrysomonadinen. Ja, nicht selten stimmen sie mit Gattungen von Chrysomonadinen morphologisch, abgesehen vom fehlenden Chromatophor, überein, besitzen z. B. ähnliche Leisten an den

Mundstellen, einzelne Formen ein Stigma, bei manchen kommen genau die gleichen Cysten vor, wie bei jenen. Doch ist in keinem Fall ein direkter Uebergang einer Chrysomonadine in ein farbloses Flagellat experimentell nachgewiesen, wie etwa bei den Euglenoidinen.

Deshalb empfiehlt sich vorläufig eine Eingliederung solcher Formen als farblose Mitglieder in die Ordnung der Chrysomonadinen nicht. Dazu kommt folgende Erwägung. Die höheren Protomonadinen hängen offenbar eng mit den niederen zusammen, die Polymastiginen und Hypermastiginen sind auch offenbar von ihnen abzuleiten. Daher habe ich versucht, alle diese rein tierisch sich ernährenden Formen in ein einheitliches System zusammenzufassen.

Wir teilen die Ordnung der Protomonadina in folgende 3 Familien und 7 Unterfamilien:

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. Familie: Eumonadidae em. | 1. | Unterf. | Cercomonadinae Kent em. |
| | 2. | „ | Monadinae Stein |
| | 3. | „ | AmphimonadinaeBütschli em. |
| 2. „ Craspedomonadidae Stein em. | 4. | „ | Choanoflagellinae Stein |
| | 5. | „ | Bicosoecinae Stein |
| 3. „ Herpetomonadidae em. | 6. | „ | Trypanosominae Dofl. |
| | 7. | „ | Bodoninae Bütschli em. |

## 1. Familie: **Eumonadidae** Doflein.

### Monaden.

Kleine Formen von amöboider Formveränderlichkeit. Ein- oder zweigeißelig. Verankerung der Geißel wohl ausschließlich durch Basalkörner oder Rhizoplaste (?). Holozoische Ernährung. Meist freilebende Wasserbewohner.

Umfaßt die früheren Familien der Cercomonadidae und Spongomonadidae. Ich teile sie ein in die Unterfamilien der Oikomonadinae Senn, Monadinae Stein und Amphimonadina Bütschli.

### 1. Unterfamilie: **Oikomonadinae** Senn em.

Kleine Formen von ovaler bis länglicher Gestalt, eingeißelig, mit stumpfem oder zugespitztem Vorderende, ohne Peristombildung. Körper nackt ohne Hüllschicht, eine zarte Pellicula, daher starke Metabolie verbreitet; besonders das Hinterende oft direkt amöboid beweglich. Kern bläschenförmig, kugelförmig, mit Karyosom; Rhizoplasten (?), Basalkörner etc. an der Basis der Geißel vorhanden.

Nahrungsaufnahme in der Regel durch Vakuolenbildung an der Geißelbasis.

Kontraktile Vakuole am vorderen Ende.

Mit Senn bin ich der Meinung, daß die Gattung Cercomonas ganz ungenügend charakterisiert ist, und daher nicht aufrecht erhalten werden kann. Offenbar sind von den verschiedenen Autoren ganz verschiedene Arten ihr zugewiesen worden. Mit der Gattung fällt auch die Familie oder Unterfamilie, die nach ihr den Namen hatte.

Die niedrigsten bekannten Protomonadinen gehören zur Gattung Oikomonas, welche vielleicht auch bisweilen unter dem Namen Cerco-

monas aufgeführt worden sind. Sie läßt den Zusammenhang mit den Chrysomonadinen und zwar mit der Gattung Chromulina deutlich erkennen.

Da in der Literatur immer noch mit dem Namen Cercomonas bezeichnete Protozoen zum Teil auch als Parasiten angeführt werden, so sei hier kurz auf die zahlreichen ungenügend charakterisierten Befunde hingewiesen. Alle Beobachtungen über Cercomonas sind flüchtig oder sonstwie ungenügend. Meist wird es sich wohl um Arten der Gattungen Oicomonas, Cercobodo, Dicercomonas, Dimastigamoeba, vielleicht auch um Mastigamöben oder Stadien von Vahlkampfia gehandelt haben.

## Gattung: **Cercomonas** Dujardin em. Bütschli.

1841 Dujardin, Histoire naturelle des Zoophytes infusoires. Paris.
1873 Dallinger and Drysdale, Researches in the life-history of a Cercomonad, in: Monthly Micr. Journ. Vol. 10. 1873.
1910 Hartmann und Chagas, Flagellatenstudien, in: Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de Janeiro. Vol. 2. p. 67.
1910 Wenyon, Some observations on a flagellate of the genus Cercomonas, in: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 55. p. 241.

Die Arten sollen klein und farblos sein; die Form kugelig oder oval, und durch amöboide Beweglichkeit sehr veränderlich. Die Geißel ist meist sehr groß, sie geht bei der Bewegung voran, das Hinterende ist lang ausgezogen und zeigt eine gewisse Formveränderlichkeit. Zuweilen bilden sich spitzige Pseudopodien. Ein Kern liegt in der vorderen Körperhälfte; daselbst oder an der Seite eine oder mehrere kontraktile Vakuolen. Eine Mundöffnung ist nicht differenziert, aber an der Geißelbasis erfolgt an einer bestimmten Stelle die Nahrungsaufnahme durch eine Empfangsvakuole.

Zweiteilung im freien Zustand und Zerfall in Schwärmsprößlinge innerhalb einer Cyste (bei Parasiten ohne solche?) sind angegeben.

Die Arten sollen im Süßwasser und in Infusionen vorkommen. Mehrfach sind solche in Aufgüssen aus Faeces des Menschen beschrieben worden.

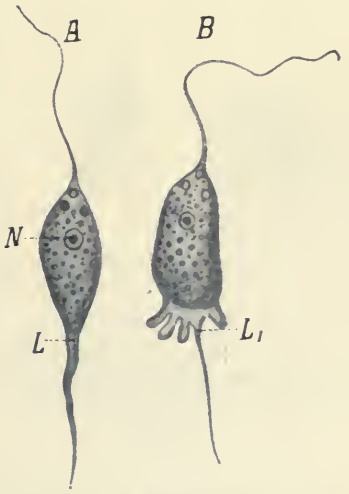



Fig. 434 A und B. Cercomonas crassicauda Dujard. $L$ $L_1$ hinterer Fortsatz. $N$ Kern. Das Exemplar B zeigt amöboide Beweglichkeit am Hinterende. (Nach Stein.)

Cercomonaden sind schon seit dem ersten Drittel des 19. Jahrhunderts in vielen Fällen als Parasiten genannt worden. Doch ist niemals eine parasitische Art speziell namhaft gemacht worden, welche sich bei näherer Untersuchung als wirklich zur Gattung gehörig herausgestellt hätte. In vielen Fällen mag auch eine Verwechslung mit den in vielen Beziehungen ähnlichen flagellatenartigen Fortpflanzungsformen von anderen Organismen tierischer oder pflanzlicher Art vorgekommen sein, Myxomyceten, gewissen Pilzen usw.

So sind besonders bei Erkrankungen der Lunge im Auswurf oder bei Pleuritis im Exsudat oft cercomonasähnliche Organismen beschrieben worden.

Bei Lungengangrän sind solche von Kannenberg und Streng beschrieben worden; der letztere hat sie sogar in Bouillon zu züchten vermocht. Sie fanden sich im Sputum und vor allen Dingen an den aus der Lunge stammenden sog. putriden Knöpfen; auch wurden sie nach dem Tode des Patienten in der Lunge selbst gefunden.

Bei seröser oder putrider Pleuritis wurden ebenfalls Flagellaten beobachtet,

und zwar durch Litten und durch Roos. In solchen Fällen handelt es sich wohl stets um ungenau beobachtete oder deformierte Trichomonas hominis.

Noch bis in die neueste Zeit werden immer wieder Cercomonasarten auch als Darmparasiten des Menschen beschrieben (Cercomonas intestinalis, vgl. Guastalla 1909). In einigen Fällen wurde angegeben, daß nach dem Verschwinden der Parasiten die Krankheitserscheinungen schwanden.

Alle diese Beobachtungen sind jedenfalls in zoologischer Beziehung zu ungenau, um eine Identifizierung der Parasiten zu gestatten. Aber es geht aus den Befunden hervor, daß es sich meist weder um einen spezifischen Krankheitserreger noch um eine regelmäßige Begleiterscheinung handelt. Es können die Flagellaten in diesen Fällen nur zufällige Eindringlinge sein, welche in den krankhaften Flüssigkeiten saprozoisch, wie in einer Kulturflüssigkeit, gedeihen. Es ist überhaupt höchst auffallend, wie häufig sehr kleine Flagellaten im Darm, auf Schleimhäuten usw. von Tieren sich nachweisen lassen.

Zweifelhafte Cercomonaden sind ferner einige Tierparasiten, welche ich, um zu einer Neuuntersuchung anzuregen, nur aufzählen will:

Cercomonas (Monas) anatis Davaine im Darm von Enten.

Cercomonas canis Gruby und Delafond im Magen des Hundes.

Cercomonas gallinarum Davaine. 51 μ lang, 5 μ breit, im Darm von Hühnern.

Cercomonasähnliche Organismen sind auch aus dem Magen von Wiederkäuern beschrieben worden.

Alle diese Arten sind ungenügend charakterisiert und wahrscheinlich nur ungenau beobachtete Angehörige anderer Gattungen.

Ich zitiere sie nach Davaine: Artikel Monadiens, in: Dictionnaire encyclopédique des Sciences médicales. Sér. II. Vol. 9. 1875.

Um die sehr wünschenswerte Festlegung der Naturgeschichte der hierher gehörigen sehr häufigen Formen zu erleichtern, füge ich Diagnose und Abbildung einer freilebenden Art an:

Fig. 435 a—c. Oicomonas termo (Ehrbg.). a Ruheform. b Bewegungsform. c Teilungsstadium. Vergr. ca. 1500. (Nach Martin.)

### Cercomonas crassicauda Duj.

1878 Stein, F., Der Organismus der Infusionstiere. III. Abt. 1. Hälfte. Taf. 1. III.

Spindelförmige Art mit dickem, sich allmählich verschmälerndem Schwanzanhang, mit bläschenförmigem Kern, mit großem Binnenkörper im vorderen Drittel des Körpers. Am Vorderende 2—3 kontraktile Vakuolen. Länge ca. 40 μ (Fig. 434).

Im fauligen, stehenden Wasser und in Infusionen häufig. (Wahrscheinlich eine Art der Gattung Cercobodo.)

## Gattung: **Oicomonas** Kent.

Die kleinen und sehr kleinen Arten dieser Gattung sind kuglig bis ovoid, amöboider Gestaltveränderung fähig. Vorderende mit schwacher Einsenkung, deren Wall oft auf einer Seite lippenförmig vorgezogen. Die Nahrungsaufnahme geschieht durch Empfangsvakuolen wohl stets am Vorderende. Hinterende meist bei freischwimmenden Individuen abgerundet, bei festgesetzten in einen Faden ausgezogen. Eine Geißel am Vorderende, ein bläschenförmiger Kern im

vorderen Körperdrittel, zu dessen Seite eine kontraktile Vakuole. Die Geißel ist durch ein Basalkorn verankert. Die Form ist beständiger als bei Cercomonas. Beide Gattungen sind aber bisher so ungenau untersucht, daß es fraglich ist, ob sie als gesonderte Gattungen aufrecht erhalten werden können.

In Süßwasser, besonders fauligem Gewässer, Sümpfen etc.

Arten: Oicomonas termo (Ehrb.), (Fig. 435),
Oicomonas mutabilis Kent.

Vielleicht gehören hierher die von Liebetanz und Braune ungenau beschriebenen Arten aus dem Wiederkäuermagen „Monas communis“ und „Piromonas communis“.

## Gattung: **Rhizomastix** Alexeieff.

1911 Alexeieff, A., Notes sur les flagellés, in: Arch. Zool. expér. Vol. 46. p. 491.
1913 Mackinnon, D., Studies on parasitic Protozoa, in: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 59. N. S. 1914. p. 459.

Fig. 436 a—e. Rhizomastixarten. a Aus dem Axolotl (nach Alexeieff). b Aus der Larve von Tipula sp. c Cyste von b. d und e Kernteilung in dieser Cyste. (b—e nach Mackinnon.)

Kuglige oder längliche Flagellaten mit metabolischem Hinterende und einer Geißel, welche dreimal so lang wird, wie der Körper, der 6—11 μ : 3—5 μ mißt. Rundliche Formen haben einen Durchmesser von 6—8 μ. Die Geißel setzt sich in Form eines Rhizoplasts im Innern des Körpers fort, der bis fast an das Hinterende reicht und

an seinem oberen Ende eine basalkornartige Verdickung zeigt. Der Kern ist kugelig, relativ groß, mit einem deutlichen Karyosom und einer Kernrandmasse (Fig. 436).

Cysten mit fester Hülle sind beobachtet, in denen Zweiteilung des Kerns und des Rhizoplasts erfolgt. Das Ausschlüpfen der Tochtertiere ist nicht verfolgt worden (Fig. 436 c—e).

Das Tier lebt im Darm von Axolotl und Tipulalarven, wo es wohl ein fakultativer Kommensale ist.

Frankreich und England.

### 2. Unterfamilie: **Monadinae** Stein.

In dieser Gruppe sind freilebende und festsitzende Formen zusammengefaßt, welche mit zwei ungleichen Geißeln am Vorderende versehen sind. Sie haben teils einen amöboiden Körper, teils sind sie metabolisch, einige Gattungen haben eine ziemlich konstante Eigenform. Haupt- und Nebengeißel sitzen am Vorderende, manchmal in einer Ausrandung. Neben dieser können manche Arten einen lippenartigen Fortsatz vorstrecken. 1—2 kontraktile Vakuolen vorhanden. Nahrungsaufnahme am Vorderende mit Hilfe von Aufnahmevakuolen.

Fig. 437.

Fig. 437. Monas vulgaris (Cienk.). Vergr. 1500. (Nach Doflein.)

Fig. 438.

Fig. 438. Dendromonas virgaria (Weisse). Vergr. 1500. (Nach Doflein.)

Bei Arten der Gattungen Monas und Anthophysa sind Cysten nachgewiesen worden, welche sehr an diejenigen von Chrysomonadinen erinnern. Sie haben einen halsartigen Fortsatz, der die durch einen Pfropfen verschlossene Mündung umfaßt. Ob die Hülle der Cyste mit Kieselsäure imprägniert ist, wie bei den Chrysomonadinen, ist noch unbekannt.

Gattung: **Monas** Ehrenberg.

In diese Gattung werden zahlreiche unsichere Arten gerechnet, wie denn die Artabgrenzung in der ganzen Unterfamilie sehr wenig geklärt ist. Die Angehörigen der Gattung sind kleine (5—15 μ lang), freibewegliche, formveränderliche Tiere, welche sich meist gelegentlich mit einem Protoplasmafaden am Hinterende an eine Unterlage anheften können. Die Geißeln sitzen in einer Ausbuchtung des Vorderendes und haben je ein Basalkorn. Am Vorderende findet sich bei manchen Arten nahe der Mundstelle eine leistenförmige Verdickung im Ektoplasma. Im Plasma finden sich Fetttropfen und Leukosin (?). Doch ist bei allen Arten die Ernährung rein tierisch.

Fig. 439. Anthophysa vegetans (O. F. M.). Kolonie mit gallertigen Stielen, welche mit Eisenoxyd inkrustiert sind. *G* Geißeln (die kleinere Nebengeißel ist nicht erkennbar). *K* köpfchenförmige Kolonien von Flagellatenindividuen. *H* Stiele. (Original nach dem lebenden Objekt.)

Bei der Teilung bildet sich frühzeitig eine zweite Nebengeißel, was die von früheren Autoren gegebenen Abbildungen dreigeißeliger Monaden erklärt.

Monas ist offenbar eine Uebergangsform von Chrysomonadinen zu den Zoomastiginen. Sie gleicht im Bau durchaus einer Ochromonas (vgl. S. 409). Doch ist allen Arten das Chromatophor verloren gegangen. Einzelne Arten (M. vivipara) besitzen noch ein rotes Stigma. Auch die Produktion von Leukosin weist auf die Abstammung hin. M. vivipara Ehrenbg., M. vulgaris (Cienk.) (Fig. 437).

Hierher zu rechnen sind ferner folgende Formen: Gattung Anthophysa Borg. Koloniebildende Süßwasserbewohner, mit gallertigen biegsamen Stielen, welche meist durch eisenhaltige Niederschläge aus

dem Sumpfwasser braun gefärbt sind. Zwei Geißeln am Vorderende, von denen eine größer ist. Lippenförmiger Fortsatz neben der Geißelbasis. Losgelöste Individuen amöboid mit spitzen Pseudopodien. Anthophysa vegetans (O. F. Müll.) (Fig. 439).

Gattung Dendromonas Stein. Baumähnliche Kolonien auf gallertigen, dichotom verzweigten Stielen. Individuen vorn breit abgestutzt, zwei ungleiche Geißeln. Dendromonas virgaria (Weisse) (Fig. 438).

Gattung Stokesiella Lemm. bisher nur aus Nordamerika bekannt; die Tiere sind mit einem freien Plasmafaden am Grund zarter, gestielter Gehäuse befestigt; sie haben ein zartes Ektoplasma, am

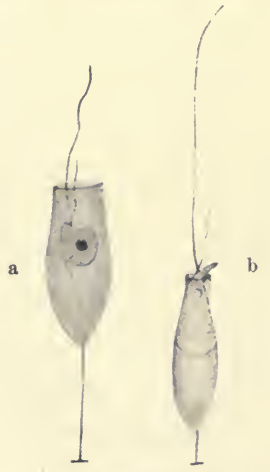



Fig. 440 a und b. a Stokesiella dissimilis (Stokes). Vergr. 750. b St. leptostoma (Stokes). Vergr. 1100. (Nach Lemmermann.)

Fig. 441. Amphimonas globosa (Kent). Vergr. 1500. (Nach Doflein.)

Vorderende einen lippenförmigen Fortsatz und zwei kontraktile Vakuolen. St. leptostoma St. (Fig. 440 b), St. dissimilis (St.) (Fig. 440 a).

### 3. Unterfamilie: **Amphimonadinae.**

Kleine Formen von ovaler Gestalt und amöboider Beweglichkeit, zweigeißelig. Geißeln am Vorderende nach vorn gerichtet, gleichgroß. Mundstelle neben der Geißelbasis, holozoisch. Kontraktile Vakuole vorn oder in der Mitte des Körpers gelegen. Freibewegliche oder festsitzende Formen des Süßwassers und Meeres. Manche Arten Gallerthüllen und -stiele absondernd, durch welche sie auch zu Kolonien vereinigt sein können, welche manchmal Hunderte von Individuen umfassen.

Umfaßt die noch wenig erforschten Formen, welche man früher auf die Familien der Amphimonadidae und Spongomonadidae verteilte. Sie wurden wegen ihrer weitgehenden Uebereinstimmungen schon von früheren Forschern mit Recht vereinigt.

Gattung Amphimonas Duj. Kleine, ovale oder rundliche, amöboide Formen, welche die Nahrung an der ganzen Körperoberfläche

aufnehmen. Zwei gleich große Geißeln am Vorderende, mit denen sie frei im Süß- oder Meerwasser schwimmen, wenn sie sich nicht vorübergehend mit dem stielartig ausgezogenen Hinterende anheften. Amphimonas globosa Kent. (Fig. 441), A. cyclopum (Kent.).

Gattung Cladomonas Stein. Die mit zwei gleichen Geißeln versehenen Individuen stecken in dichotom verzweigten gallertigen Röhren, deren Ende sie kelchförmig umfaßt. Cladomonas fruticulosa Stein (Fig. 443).

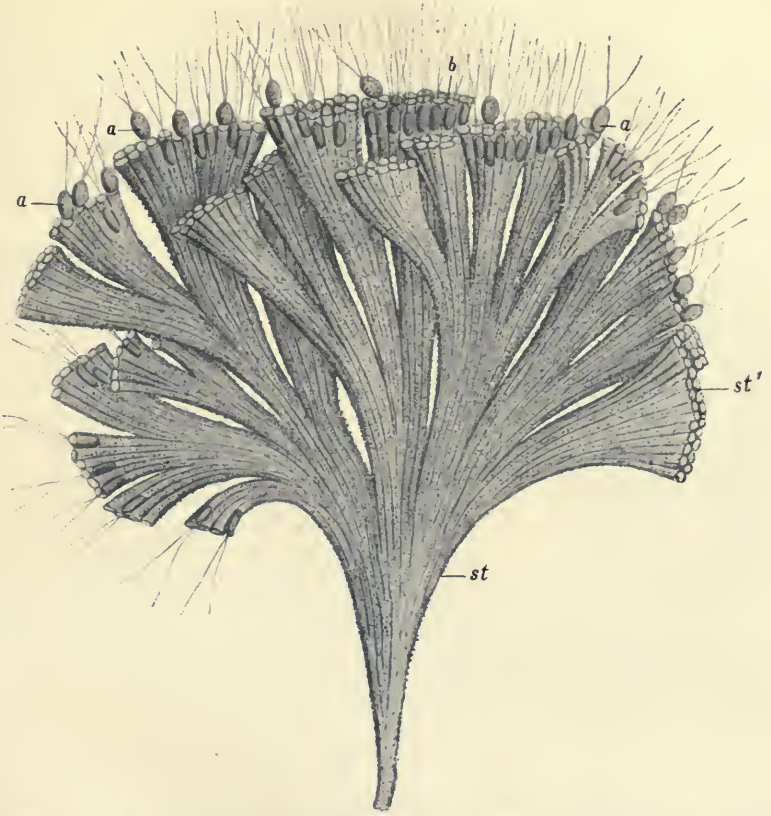



Fig. 442. Kolonie von Rhipidodendron splendidum Stein. *a* ausschwärmende, zweigeißelige Einzelindividuen. *b* Solche in ihrer Gallertröhre. *st* Stiel, *st*¹ dessen dichotome Verzweigung in Einzelröhren. Vergr. 900. (Nach Stein.)

Gattung Spongomonas Stein. Ovale Tiere mit zwei gleich großen Geißeln; im freibeweglichen Zustand spitze Pseudopodien bildend, die Geißeln abwerfend. Gehäuse aus körniger Gallerte, stielförmig verlängert, untereinander verklebt, so daß große, oft mehrere Zentimeter messende Kolonien entstehen. Spongomonas uvella Stein.

Hierher gehört auch Rhipidodendron splendidum Stein, dessen große, fächerförmige Kolonien zum großen Teil aus den verlassenen Wohnröhren ausgeschwärmter Individuen bestehen (Fig. 442).

## 2. Familie: **Craspedomonadidae** Stein.

Die ein- oder zweigeißeligen Formen dieser Familie sind ausgezeichnet durch eine kragenartige Plasmalamelle, welche die Geißelbasis trichterförmig umfaßt. Die amöboide Beweglichkeit des Körpers ist bei den meisten Formen gering, die Beständigkeit der Körperform erheblich größer als bei den Eumonadiden. Alle Formen festsitzend oder schwebende Kolonien bildend.

### 1. Unterfamilie: **Choanoflagellinae** Stein.

Diese Familie umfaßt eingeißelige Formen von gleichförmigem, ziemlich einfachem Bau. Es sind meist sehr kleine Tiere. Infolgedessen sind sie schwer zu untersuchen und man hielt früher ihren Bau für viel komplizierter. Daher wurden sie auch vielfach als eine besondere Ordnung der Mastigophoren angesehen.

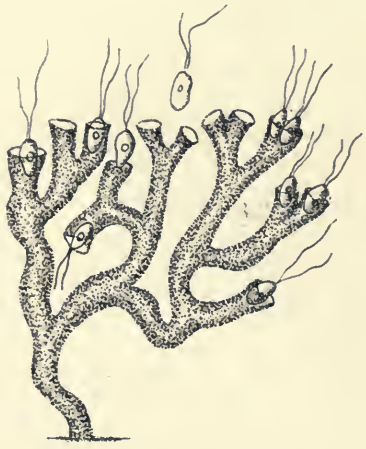


Fig. 443. Cladomonas fruticulosa St. Gallertige Stiel- und Gehäusebildung. Gehäuse zum Teil von den Flagellaten verlassen. Vergr. 325. (Nach Stein aus Lang.)

Die Choanoflagellinen messen im Durchschnitt nicht mehr als 10 bis 20 μ; am Vorderende tragen sie eine oft sehr lange Geißel, welche die Länge des Körpers um ein Vielfaches übertreffen kann.

Das charakteristische Aussehen der hierher gehörigen Formen wird dadurch bedingt, daß die Basis der Geißel durch einen oder zwei (?) trichterförmige Kragen umgeben wird (vgl. Fig. 80 u. 81, S. 66 u. 67); diese Bildungen werden auch als Collare bezeichnet. Sie bestehen aus dünnen Protoplasmalamellen, welche ringförmig geschlossen um die Geißelbasis sich erheben. Innerhalb des Kragens findet die Defäkation statt; die Nahrungsaufnahme erfolgt dadurch, daß kleine Partikel durch die Bewegung der Geißel an die Außenseite des Trichters geschleudert werden, dort hängen bleiben und durch Protoplasmabewegung in den Zelleib gezogen werden (sog. Empfangsvakuole, Fig. 444), wobei außen an der Basis des Kragens eine Vakuole entsteht[1]). (Vgl. auch S. 67 und Fig. 81.) Nach Burck ist diese Vakuole zunächst noch nicht im Innern des Körpers gelegen, sondern zwischen diesem und seiner, periodisch sich abhebenden Schleimhülle (bei Codonosiga); zwischen Körperwand und Schleimhülle rutscht der Nahrungskörper eine Strecke weit nach unten, um dann in das Plasma aufgenommen zu werden.

1) Entz, Francé u. a. sind der Ansicht, daß die Vakuole nur der Ausdruck einer Duplikatur am unteren Ende des Trichters sei, bedingt durch dessen spiraldütenförmigen Bau, welcher von ihnen mit dem Trichter von Spirochona verglichen wird. Das beruht nach meinen eigenen Untersuchungen auf Irrtümern bei der Beobachtung. Daß verschiedene Auffassungen möglich sind, ist durch die sehr geringe Größe der Objekte bedingt.

Der Körper und mit ihm der Kragen sind sehr metabolisch. Kontraktile Vakuolen sind vorhanden.

Bisher sind nur freilebende Formen aus Süßwasser bekannt, welche meist Bakterienfresser sein dürften.

Der Körper ist oval oder kugelig; mit dem hinteren Ende sitzt er entweder direkt oder unter Vermittlung eines Stiels einer Unter-

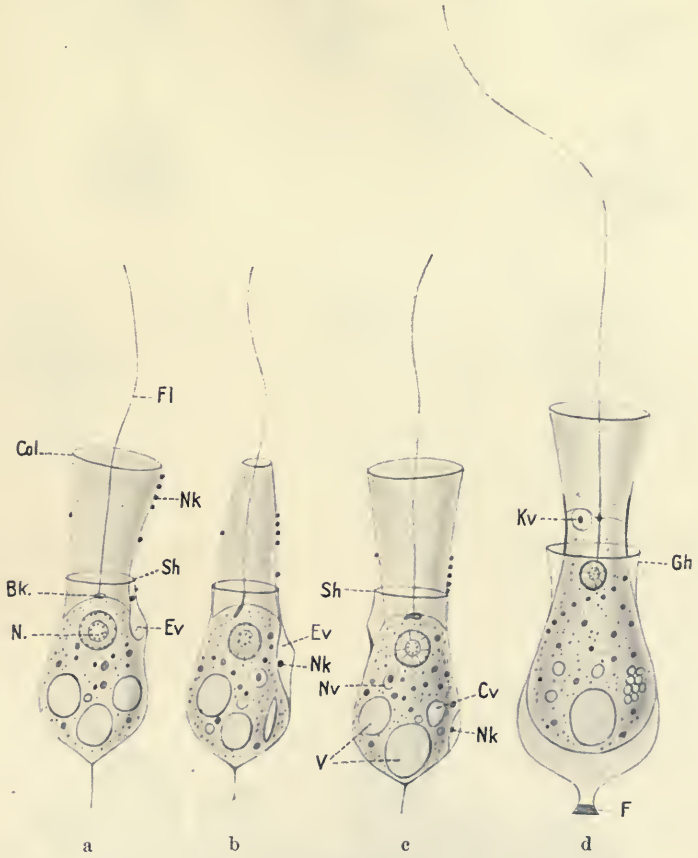



Fig. 444 a—d. Bildung und Funktion des Collare bei Choanoflagellium. a—c Nahrungsaufnahme bei Codonosiga botrytis (Ehrbg.). Vergr. 1200. d Salpingoeca amphoroideum J. Cl. vor der Entleerung der Kotvakuole (*Kv*). Vergr. 1500. *Bk* Basalkörperchen der Geißel. *Col* Collare, Kragen. *Cv* Kontraktile Vakuole. *Ev* Empfangsvakuole. *F* Fuß des Gehäuses. *Fl* Geißel. *Gh* Gehäuse der Salpingoeca. *Kv* Kotvakuole. *N* Kern. *Nk* Nahrungskörper. *Nv* Nahrungsvakuole. *Sh* Schleimhülle von Codonosiga. *V* Flüssigkeitsvakuolen. (Nach Burck.)

lage auf. Kolonienbildung ist sehr häufig. Sehr verbreitet sind gallertige u. a. Gehäusebildungen.

Gattungen: Codonosiga J. Cl. (vgl. Fig. 80, S. 66 u. Fig. 444 a—c).
Monosiga Sav. Kent. (vgl. Fig. 73 B, S. 59).
Codonocladium St. (vgl. Fig. 445).
Sphaeroeca Lauterb.
Protospongia S. K.

Fig. 445. Codonocladium umbellatum St. Kolonie von Choanoflagellaten. (Nach Stein aus Lang.)

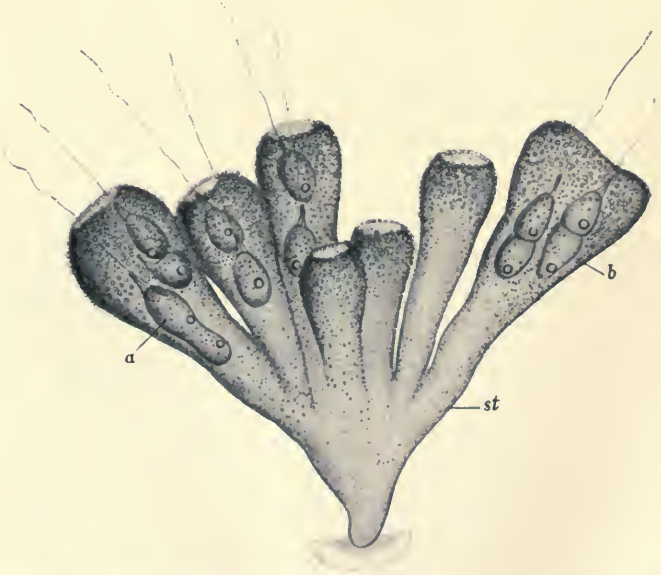



Fig. 446. Kolonie von Phalansterium digitatum Stein. *st* Stiel. *a* Einzelindividuen, *b* solche in der Teilung. Vergr. ca. 1000. (Nach Stein.)

Salpingoeca J. Cl. (Fig. 444 d, 447).
Diplosigopsis Françé (vgl. Fig. 81, S. 67)
mit doppelten Collare (?).

Phalansterium Cienk., bei welchem das Collare sehr eng ist, aus einer schnabelförmigen Scheide besteht. Ph. digitatum Stein bildet festgewachsene Kolonien, welche aus verzweigten Gallertröhren aufgebaut sind (Fig. 446).

Fig. 447.

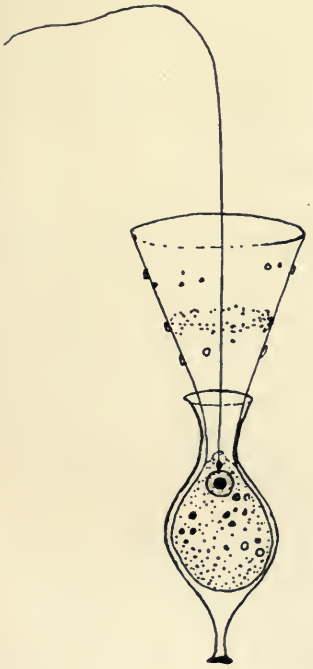


Fig. 449.

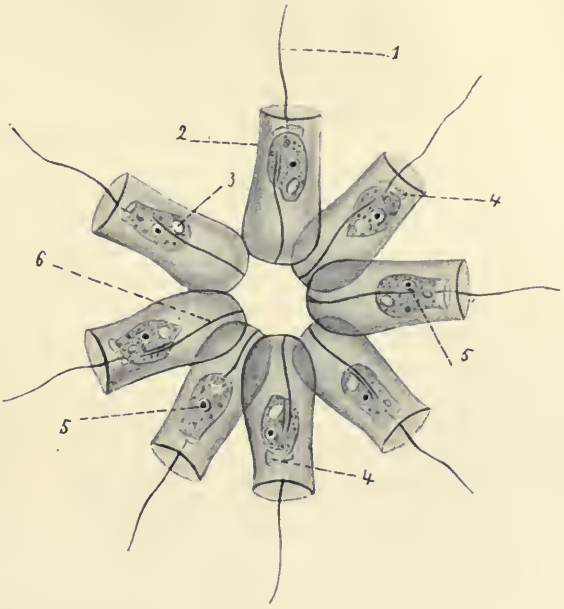


Fig. 448.

Fig. 447. Salpingoeca amphoroideum J. Cl. mit bewegter Geißel, lang ausgestrecktem Plasmakragen, kurzem Gehäusetrichter und am Plasmakragen anhaftenden Bakterien. Vergr. 1200. (Nach Doflein.)

Fig. 448. Poteriodendron petiolatum Stein. Einzelnes Individuum eines Stocks, in kelchförmigem Gehäuse. (Nach Verworn.)

Fig. 449. Bicosoeca socialis Lauterborn. Kolonie von gehäusebewohnenden Flagellaten. *1* Hauptgeißel, *2* Gehäuse, *3* kontraktile Vakuole, *4* kragenartiger Saum, *5* Kern, *6* Stielgeißel. (Nach Lauterborn aus Lang.)

## 2. Unterfamilie: **Bicosoecinae** Stein.

Gehäusebildende kleine Formen, oval bis urnenförmig. Mit 2 Geißeln, einer langen am Vorderende inserierenden, nach vorn ragen-

den Hauptgeißel und einer nach hinten gerichteten, zum Haftorgan ausgebildeten Schleppgeißel (Stielgeißel). Infolge dieser Ausbildung des Geißelapparates wurden die Bicosoecinen von manchen Autoren den Bodoninen angeschlossen. Um die Geißelbasis ein kragenartiger Plasmafortsatz, innerhalb dessen oder auf dem die Mundöffnung liegt. Formen etwas metabolisch. Amöboide Beweglichkeit am Vorderende führt bisweilen zur Bildung eines typischen, kragenartigen Saums, welcher wohl mit demjenigen der Choanoflagellinen zu homologisieren ist. Kontraktile Vakuole am Hinterende. Bisher nur freilebende Formen bekannt (Süßwasser). Geformte Nahrung wird unter Vakuolenbildung aufgenommen.

Gattungen: Bicosoeca Clark im Süßwasser (B. socialis Lauterborn) (Fig. 449)
Poteriodendron Stein im Süßwasser (Fig. 448).

### 3. Familie: **Herpetomonadidae** em.

Diese Familie umfaßt Formen, welche sich von den Eumonadiden durch den Besitz einer festeren Pellicula unterscheiden; sie sind trotz relativ großer Formbeständigkeit doch meist sehr metabolisch. Sie sind wie die anderen Familien der Protomonadinen ein- oder zweigeißelig. Ihre Geißeln enden mit einem Basalkörper, welcher meist dicht neben dem für die Familie charakteristischen Blepharoplasten liegt. Die Blepharoplasten sind kugelige, stabförmige oder sonstwie gestaltete Gebilde von starker Lichtbrechung; sie färben sich stark, verhalten sich aber in ihrer Färbbarkeit nicht ganz wie Kerne. Bei der Teilung werden sie durch hantelförmige Einschnürung verdoppelt. Ein Zusammenhang zwischen Blepharoplast und Geißel oder Kern ist in keinem Fall nachgewiesen.

Die Herpetomonadiden sind zum Teil holozoisch; sie nehmen z. B. geformte Nahrung auf, wie manche Bodoninen, die Mehrzahl der bekannten Arten, vor allem alle Trypanosominen, sind saprosmisch, nehmen nur gelöste organische Substanzen durch die Pellicula auf.

Die Familie zerfällt in zwei Unterfamilien, die eingeißeligen Trypanosominae und die zweigeißeligen Bodoninae.

#### 1. Unterfamilie: **Trypanosominae** Doflein.

Den Oicomonadinen nahestehende, wahrscheinlich von ihnen abzuleitende parasitische Protomonadinen von länglicher Gestalt, meist an beiden Enden zugespitzt oder doch zulaufend, ohne Peristom und ohne Mundöffnung.

Die Hüllschicht des Körpers ist relativ fest, doch sind metabolische Bewegungen vielfach noch möglich. Die Trypanosominen sind eingeißelig, die Geißel befindet sich am Vorderende. Der Achsenfaden der Geißel setzt sich im Innern oder am Rand des Körpers bis dicht vor den meist großen Blepharoplasten fort, welcher bald vor, bald neben oder hinter dem Kern gelegen ist; dort endet jener in einem Basalkorn. Manchmal sieht man eine Fortsetzung des Achsenfadens über den Blepharoplasten hinaus (Fig. 450). Bei Formen, bei welchen eine solche Fortsetzung fehlt, besitzt das Hinterende des Tieres große Metabolie (vgl. Fig. 455 A—C). Der Achsenfaden und die Hüllschicht (Pellicula) des Körpers bilden die formgebenden Ele-

mente, welche das flüssige Körperplasma in der typischen Gestalt erhalten. Unter der Pellicula liegen nach Angabe vieler Autoren kontraktile Fibrillen (Myoneme oder Myocytfibrillen genannt), gegen deren Kontraktionen sollen Pellicula und Achsenfaden als Antagonisten wirken, wodurch die charakteristische schlängelnde Bewegung zustande kommt. Diese Angaben scheinen mir bis jetzt nicht genügend begründet und sogar sehr zweifelhaft. Die Längsstreifung mancher Trypanosomen ist wohl sicher auf Strukturen der Pellicula zurückzuführen. Die Bewegung kann sowohl vorwärts (d. h. in der Richtung

Fig. 450.

Fig. 451.

Fig. 452.

Fig. 453.

Fig. 450. Trypanosoma Theileri Lav. et Mesn. Aus dem Blut von Rindern. Vergr. 3000. (Nach Lühe.)

Fig. 451. Trypanosoma Brucei Kent. In der Teilung begriffenes Individuum, dessen Plasma sich durch irgendwelche Einflüsse abgekugelt hat und von den Randfäden heruntergeglitten ist. Letztere sind nackt. Zwei Kerne und zwei Blepharoplasten vorhanden. (Nach Bruce.)

Fig. 452. Trypanosoma Bruccei Kent. Individuum mit zahlreichen Granulationen im Plasma. (Nach Bruce.)

Fig. 453. Trypanosoma pcreae Brumpt. Exemplar mit angeblichen „Myocytfibrillen" oder „Myonemen". Vergr. 1600. (Nach Minchin.)

des geißeltragenden Endes), als auch rückwärts erfolgen; die typische Hauptbewegung des Tieres erfolgt aber nach vorn. Dabei müssen wir unterscheiden zwischen dem Anteil, den die peitschenschnurartig schlagende Geißel und der wimpelartig wogende Körper an der Lokomotion haben. Der letztere versetzt sich in eine spiralig rotierende Bewegung, mit deren Hilfe er sich durch die Flüssigkeit hindurchbohrt; oft erfolgt die Rotation ohne jeglichen Ortswechsel. Der Geißel fällt wohl der Hauptanteil an der eigentlichen Lokomotion zu.

Unter Umständen kann die Plasmaschicht, welche den Achsenfaden der Geißel überzieht, sehr dünn sein und sich zurückziehen. In anderen Fällen ist sie sehr dick und oft selbst am Ende zu einer kleinen Kugel angeschwollen. Wird aus irgendwelchen Gründen die Pellicula weich, so kugelt sich das Plasma ab, gleitet von dem Zentralfaden der Geißel resp. dem Randfaden der undulierenden Membran ab, und es entstehen die merkwürdigen Bilder mit „nackter Geißel“ (vgl. Fig. 451), welche schon zu mancherlei falschen Deutungen Anlaß gegeben haben. Solche Kugelformen, bei denen auch die Geißeln ganz fehlen können, treten bei allen möglichen Schädigungen auf, z. B. bei Parasiten bei Medikamentbehandlung oder wenn im Kampf der Wirtskörper die Oberhand gewinnt, auch bei Aenderung des Milieus in künstlichen Kulturen. Da sie recht widerstandsfähig sind, so sind sie vielfach als Dauerstadien bezeichnet worden. Sie nähern sich im Charakter oft echten Cysten, sind vollkommen geißel- und bewegungslos, sehr klein (2—4 μ), zeigen aber deutlich Kern und Blepharoplast. Im abgekugelten Zustand sind sie noch vermehrungsfähig und zeigen Zwei- und Mehrfachteilung. Morphologisch stellen sie durchaus eine Ueberleitung zu den intracellulären Stadien von Schizotrypanum und den Leishmanien dar. Sie sind gelegentlich oder regelmäßig bei allen Trypanosomenarten beobachtet worden, wie sie denn auch charakteristische Vorkommnisse bei Herpetomonas sind. Offenbar stellen diese „Dauerstadien“ eine Anpassung an wenig günstige Lebensverhältnisse dar. Daher treten sie im nahrungsleeren Insektendarm, in alten Kulturen und in Tieren mit starken Widerstandskräften gegen die Infektion vorwiegend auf.

Bei den in dünnflüssigem Medium lebenden Parasiten, besonders den Blutparasiten aus dieser Familie, kommt es zur Ausbildung einer oft sehr stattlichen undulierenden Membran. Diese entsteht, wenn der Blepharoplast im Körper weit nach hinten, oft hinter dem Kern gelagert ist. Da von ihm aus der Zentralfaden sich am Rand des Körpers entlang zur Geißel fortsetzt und einen Teil des ihm anliegenden Körperbezirks zu einer Lamelle auszieht, welche die schlängelnden Bewegungen der Geißel auf den Hauptteil des Körpers überträgt, so entstehen Protozoen von sehr eigenartiger Gestalt und Bewegungsweise (vgl. Fig. 450 und 455).

In Kulturen oder im Körper von Zwischenwirten verändert oft der Blepharoplast seine Lage. Dann kann der Randfaden und mit ihm die undulierende Membran eine kürzere oder längere Ausdehnung am Rand des Körpers haben. Liegt der Blepharoplast ganz vorn, so fehlt eine undulierende Membran ganz (Fig. 481, S. 510).

Das Plasma (Entoplasma) zeigt eine meist deutlich erkennbare alveoläre Anordnung, oft auch allerlei Granulationen (Fig. 452). Letztere färben sich mit verschiedenen Färbungsmitteln verschieden stark. Die Granulationen bestehen, soweit bisher bekannt wurde, zum Teil aus Volutin; auch Fett wurde nachgewiesen.

Der Kern ist bei den meisten Formen groß, oval oder rund, mit dichtem peripheren Chromatin und einem verschieden stark färbbaren Binnenkörper.

Der Blepharoplast ist rund, oval, oder stäbchenförmig, stark mit Kernfarbstoffen färbbar. Er steht nicht in direktem Zusammenhang

mit dem basalen Ende des Randfadens (wie das auch in Fig. 455 und 458 zu sehen ist), an welchem ein Basalkorn sitzt[1]).

Für die Beurteilung der Bedeutung des Blepharoplasts sind Beobachtungen sehr wichtig, welche zuerst von Wirbitzki gemacht und dann von vielen anderen bestätigt wurden. Durch Einwirkung bestimmter Chemikalien auf die Wirtstiere gelingt es, blepharoplastlose Stämme verschiedener Trypanosomen zu züchten, welche bei Uebertragung auf andere Wirtstiere lange blepharoplastlos bleiben und sich normal fortpflanzen (vgl. Fig. 454, auch S. 293).

Ein Vergleich des Blepharoplasts mit dem Centrosom ist durch keine Tatsache gestützt; daß französische Autoren direkt die Bezeichnung Centrosoma für ihn benutzten, war verwirrend.

Neben dem Blepharoplasten ist oft auf den Präparaten eine Vakuole sichtbar; sie wird von vielen Autoren für ein Kunstprodukt gehalten; ihr regelmäßiges Vorkommen an derselben Stelle weist aber auf einen Zusammenhang mit dem Bau der Trypanosomen hin.

Die Ernährung aller Trypanosominen ist saprosmisch; sie nehmen nur ungeformte Nahrung in flüssigem Zustande auf. Die Herpetomonasarten leben vorwiegend im Darm von Arthropoden, doch auch von Würmern, ferner in Pflanzensäften; die Trypanosomen nur im Blut von Wirbeltieren und im Darm der als Ueberträger wirkenden Arthropoden und Würmer. Im Blut sind die Trypanosomen vorwiegend Parasiten des Blutplasmas, in welchem sie frei herumschwimmen.

Fig. 454. Teilung blepharoplastloser Trypanosomen (T. brucei). Vergr. 2400. (Nach Kühn und Schuckmann.)

Die Angaben über das Eindringen von Trypanosomen in rote Blutkörperchen müssen sehr verschieden beurteilt werden. Höhnel hat angegeben, daß Tr. congolense in rote Blutkörperchen eindringt, ähnliches hat Carini für verschiedene Arten beschrieben. Nissle hat beobachtet, daß Trypanosomen durch rote Blutkörperchen direkt durchschlüpfen. Dies alles sind wohl nur gelegentliche Vorkommnisse. Das von Mesnil und Brimont beschriebene Endotrypanum schaudinni sitzt in den Erythrocyten, welche es nach neuesten Untersuchungen von Darling bei Schädigungen zu verlassen vermag, um als typisches Trypanosom frei in die Blutflüssigkeit zu schwimmen. Die Angaben von Chagas, daß bei Schizotrypanum cruzi regelmäßig gewisse Stadien in den roten Blutkörperchen vorkommen, haben sich als falsch herausgestellt. Dagegen sind Schizotrypanum und die Leishmanien als regelmäßige Zellparasiten in anderen Körperzellen nachgewiesen.

---

1) Auf Grund der von Schaudinn entwickelten theoretischen Vorstellungen bezeichnen manche Autoren auch den Blepharoplast als Kinetonucleus = Bewegungskern, und den eigentlichen Kern des Trypanosoms als Trophonucleus = Stoffwechselkern. Bei Durchführung dieser Terminologie wird dann das Basalkorn als Blepharoplast bezeichnet, was leicht zu Mißverständnissen Anlaß geben kann.

Die regelmäßige Vermehrungsform der Trypanosomen ist eine typische Längsteilung, welche infolge des Baues der Tiere gewisse Komplikationen erkennen läßt. Ehe die Körpermasse sich spaltet, ist meist eine Verdopplung von Kern, Blepharoplast, Geißel und undulierender Membran nachzuweisen (Fig. 455 D). Dabei erfolgt in der Regel zuerst die Verdopplung des Blepharoplasten, indem derselbe im Muttertier sich in die Länge streckt, sich hantelförmig durchschnürt

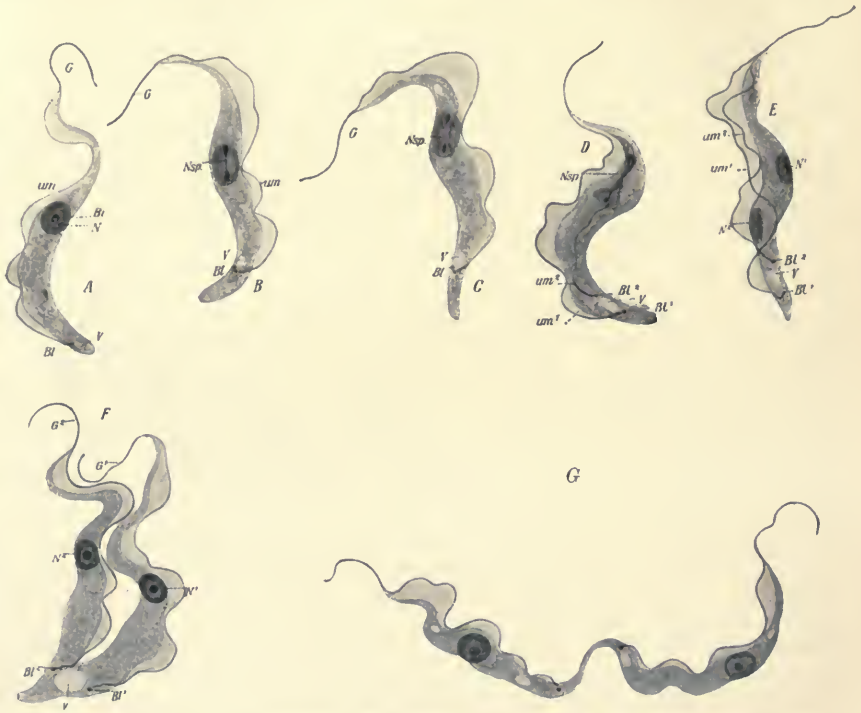



Fig. 455 A—G. Trypanosoma equiperdum Doflein. A ruhendes Stadium. B—G Teilung. B—C beginnende Streckung des Blepharoplasten, Hantelform des Binnenkörpers und Spindelbildung des Kerns. D Stadium mit 2 Blepharoplasten und 2 undulierenden Membranen, dessen Kern jedoch erst Hantelform angenommen hat. E Stadium mit 2 Kernen und weiter ausgebildeter zweiter undulierender Membran. F Stadium mit weitgehender Spaltung der Tochtertiere, welche aber noch nebeneinander liegen und nur mehr mit den Hinterenden zusammenhängen. G Endstadium der Längsteilung. Indem die Trypanosomen noch endweise verbunden sind, wird der Eindruck einer Querteilung vorgetäuscht. *Bl* Blepharoplast. *V* neben ihm liegende Vakuole. *N* Kern. *Nsp* dessen Teilungsspindel. *Bi* Binnenkörper. *um* undulierende Membran. *G* Geißel. Die Indices beziehen sich auf die Tochtertiere. Vergr. ca. 2000. (Original, nach gefärbten Präparaten.)

und in zwei Tochterblepharoplasten von ungefähr gleicher Größe zerfällt (Fig. 455 B und C). Frühere Angaben über mitotische Teilung des Blepharoplasts sind falsch und beruhten teils auf Verwechslung mit Kernen, teils auf phantastischer Deutung schlechter Präparate.

Während der ersten Teilungsvorgänge an Kern und Blepharoplast pflegt das Basalkorn der Geißel bzw. des Randfadens der undulierenden Membran sich zu teilen, indem es sich hantelförmig durchschnürt. Darauf erfolgt eine Längsspaltung des Randfadens, welche allmählich nach vorn fortschreitet und auch zu einer Längs-

spaltung der Geißel führt. Durch die Längsteilung des Randfadens erfolgt auch die Verdoppelung der undulierenden Membran. Eine Zeitlang war es strittig, ob die Neubildung von undulierenden Membranen und Geißeln bei solchen Teilungsvorgängen durch Längsspaltung oder durch Neubildung von einem Blepharoplasten oder dem Basalkorn stattfinde.

Wie die Fig. 458 zeigt, ist die Längsteilung des Randfadens der undulierenden Membran und der Geißel mit Sicherheit nachgewiesen. Doch kommt daneben auch Neubildung der Geißel vor, besonders in den Fällen, wo die Geißel resorbiert oder abgeworfen war, wie bei

Fig. 456 a—f. Trypanosoma Brucei. a Ruhekern. b—f Teilungsstadien des Kerns. (Nach Kühn und Schuckmann.)

den oben S. 478 erwähnten Dauerstadien, oder in den Fällen multipler Teilungen. Doch ist nicht bekannt, ob dann die Neubildung der Geißel vom Blepharoplast oder, was wahrscheinlicher ist, vom bestehengebliebenen Basalkorn bzw. dessen Teilprodukten ausgeht.

Jedenfalls schreitet bei normaler Zweiteilung die Ausbildung der neuen undulierenden Membran von hinten nach vorn fort und schließlich, nach vollständiger Ausbildung, tritt ihre Fortsetzung in Gestalt der zweiten Geißel nach außen vor. Erst nach Abschluß dieser Vorgänge spaltet sich der Körper, vom Geißelende beginnend, wobei wohl die Bewegungen der Geißeln mitwirken, nach hinten zu durch, und schließlich bleiben die beiden Tochtertrypanosomen noch mit den Hinterenden (oft noch längere Zeit) vereinigt (Fig. 455 und 458).

Fig. 457.

Fig. 457. Leptomonas muscae domesticae Werner. Der Zentralfaden der Geißel ist ganz in den Körper eingezogen und hat sich infolge seiner Spannung spiral aufgerollt. (Nach Roscnbusch.)

Mit der Zeit ziehen sich die Hinterenden aus, und die schmale Verbindungsbrücke reißt durch. Bei manchen Arten haben daher frisch geteilte Individuen noch ein spitz ausgezogenes Hinterende, welches sich allmählich wieder abstumpft.

Die Teilungsphänomene am Kern werden infolge der meist angewandten mangelhaften Konservierungsmethoden sehr verschieden beschrieben. Jedenfalls teilt sich zuerst das Karyosom hantelförmig durch, worauf der Außenkern sich in die Länge streckt und einschnürt. Gegen das Ende der Teilung können beide Tochterkerne durch den Zentralstrang des Binnenkörpers zusammenhängen (Fig. 456).

Der Teilungsvorgang ist als ein amitotischer zu bezeichnen. Den Chromosomen entsprechende Strukturen sind nicht vorhanden. Im Außenkern tritt im Beginn der Teilung ein eigenartiges Korn auf, welches sich hantelförmig einschnürt und dann teilt. Seinem späteren Verhalten nach ist dies Korn aber kaum ein Centriol.

Sowohl bei normalen als pathologischen Prozessen kann die Aufeinanderfolge der Vorgänge bei der Teilung Abweichungen zeigen. Es kann der Kern mehrere Teilungen durchmachen, ehe der Blepharoplast nachfolgt, und umgekehrt; auch kann die Bildung von undulierenden Membranen und Geißeln erst viel später erfolgen.

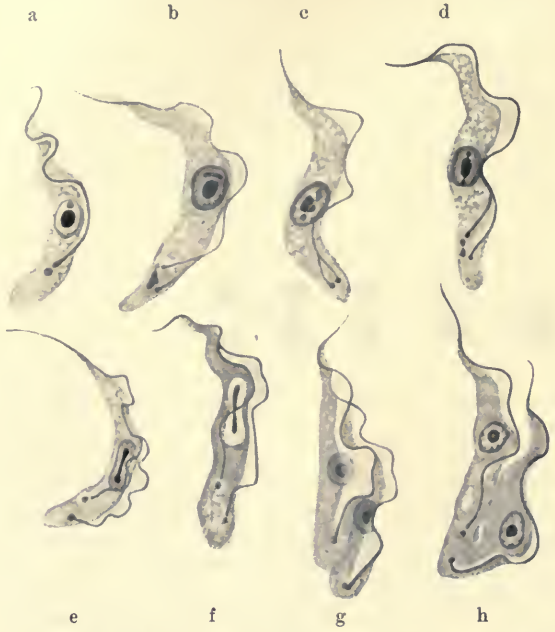



Fig. 458 a—h. Teilungsvorgänge bei Trypanosoma Brucei. a Ruhestadium. b—f Spaltung der Geißel, Teilung von Basalkorn, Blepharoplast und Kern. g—h Allmähliche Trennung des Plasmaleibes. Vergr. 2400. (Nach Kühn und Schuckmann.)

Solche Unregelmäßigkeiten treten z. B. bei den multiplen Teilungen auf, welche bei manchen Formen, z. B. Trypanosoma Lewisi, regelmäßig vorkommen. Es teilen sich dann Blepharoplasten und Kerne (oft in verschiedenem Rhythmus) in zahlreiche Deszendenten, während der Körper zunächst einheitlich bleibt. Letzterer wächst dabei oft ziemlich stark heran: da

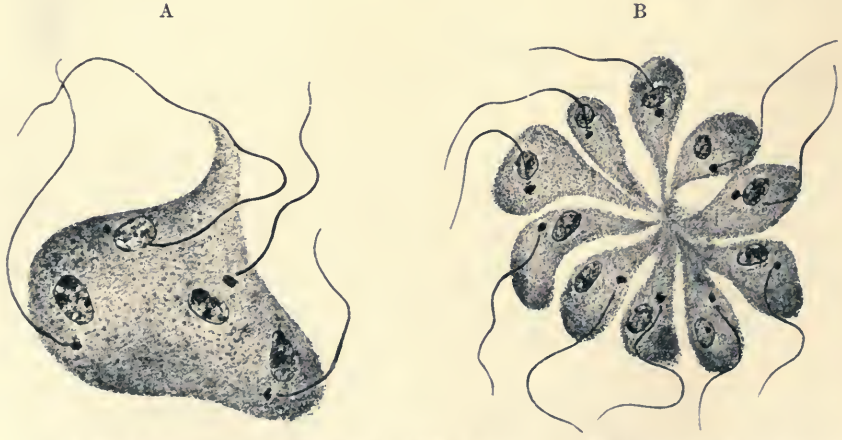



Fig. 459 A und B. Trypanosoma Lewisi (Kent). A Multiples Teilungsstadium. B Durch multiple Teilung bedingte Rosettenbildung, beides aus dem Blut der Ratte. (Nach Laveran und Mesnil.)

die Blepharoplasten an der Peripherie gelagert sind und die Geißeln ganz oder fast ganz aus dem Körper hervorragen, fehlen ihm formbestimmende Elemente; er nimmt daher mehr oder minder amö-

boide Formen an (Fig. 459 A und Fig. 497 B, S. 519). Erst nach einer Anzahl Teilungen ordnen sich die entstehenden Individuen (8, 16, 32 oder unregelmäßige Zahlen) zu Rosetten an (Fig. 459 B), entwickeln ihre typische Form und trennen sich voneinander. Auch bei vollkommen abgekugelten Formen kann Vielfachteilung der Kerne und Blepharoplasten der Trennung der neu entstehenden Individuen lange vorangehen. Mc Neal hat sukzessive Teilungen in Rosetten vereinigter Individuen aus Kulturen in künstlichen Nährmedien im Leben verfolgt und festgestellt, daß die Individuen vor der Teilung sich verkürzen und verdicken, um nach der Teilung wieder gestreckte Form anzunehmen.

Manchmal entstehen durch Wachstum sehr große lappige oder abgerundete Individuen, während zwar Kern- und Blepharoplastteilungen erfolgen, der Plasmaleib aber zunächst einheitlich bleibt. Manche Autoren haben die dabei entstehenden Bilder als Schizogonien beschrieben. Sie kommen hauptsächlich in Kulturen, gelegentlich auch im infizierten Tier vor; bei Schizotrypanum Cruzi sind sie im infizierten Tier ein regelmäßiger Befund, wobei wenigkernige, relativ kleine, gelegentlich auch vielkernige, ziemlich große Individuen entstehen.

In Kulturen erfolgen oft zahlreiche, sonst normale Zweiteilungen, ohne daß die Tochtertiere vor der nächsten Vermehrung zur Größe des Muttertiers wieder heranwachsen. So kommt es, daß außerordentlich kleine Sprößlinge resultieren, welche in der Form von den erwachsenen Trypanosomen abweichen können. Solche teilen sich oft in abgekugeltem Zustand, ohne freie Geißeln entwickelt zu haben. Sie entsprechen eben vollkommen den intracellulären Stadien von Schizotrypanum Cruzi und Leishmania (vgl. S. 548 u. 552).

Auch insofern kommen Unregelmäßigkeiten bei der Teilung vor, als sie sich oft einer Knospung nähert, indem das eine Tochterindividuum kleiner ist als das andere (Fig. 496, S. 519). In solchen Fällen und in allen Fällen mit rascher multipler Teilung entstehen Individuen, welche sich in ihrem Habitus, Lage von Kern und Blepharoplast, Ausbildung der undulierenden Membran, Färbbarkeit, Granulation etc. von den ausgewachsenen Individuen unterscheiden und sich zu solchen erst entwickeln.

So kommt es, daß die gleichzeitig zur Beobachtung gelangenden Individuen einer Art mancherlei Verschiedenheiten zeigen. Dazu gesellen sich Verschiedenheiten im Habitus der Tiere, denen man eine wichtige Bedeutung für die geschlechtlichen Vorgänge bei den Trypanosomen zuschreiben wollte.

Es wurden nämlich von manchen Autoren Individuen mit langer Geißel, schlankem Habitus, großem Blepharoplasten und reservestoffarmem Plasma als männliche Tiere, gedrungene Individuen mit kurzer Geißel, kleinem Blepharoplasten, reservestoffreichem Protoplasma als weibliche Tiere bezeichnet, während Individuen mit mittleren Eigenschaften für indifferente Formen gehalten wurden. Diese Annahmen waren durch theoretische Anschauungen Schaudinns veranlaßt, welche aber durch die bisher festgestellten Tatsachen keine Stütze erfahren haben.

Alle Angaben über geschlechtliche Vorgänge bei Trypanosomen haben sich vielmehr als irrtümlich herausgestellt. Die Analogie mit den Hämosporidien, welche man bei ihnen suchte, hätte ein regelmäßiges Vorkommen von geschlechtlichen Vorgängen in den Zwischen-

wirten erwarten lassen. Solche sind niemals nachgewiesen worden; auch die Angaben Prowazeks, welcher bei Tr. Lewisi in der Ratten-

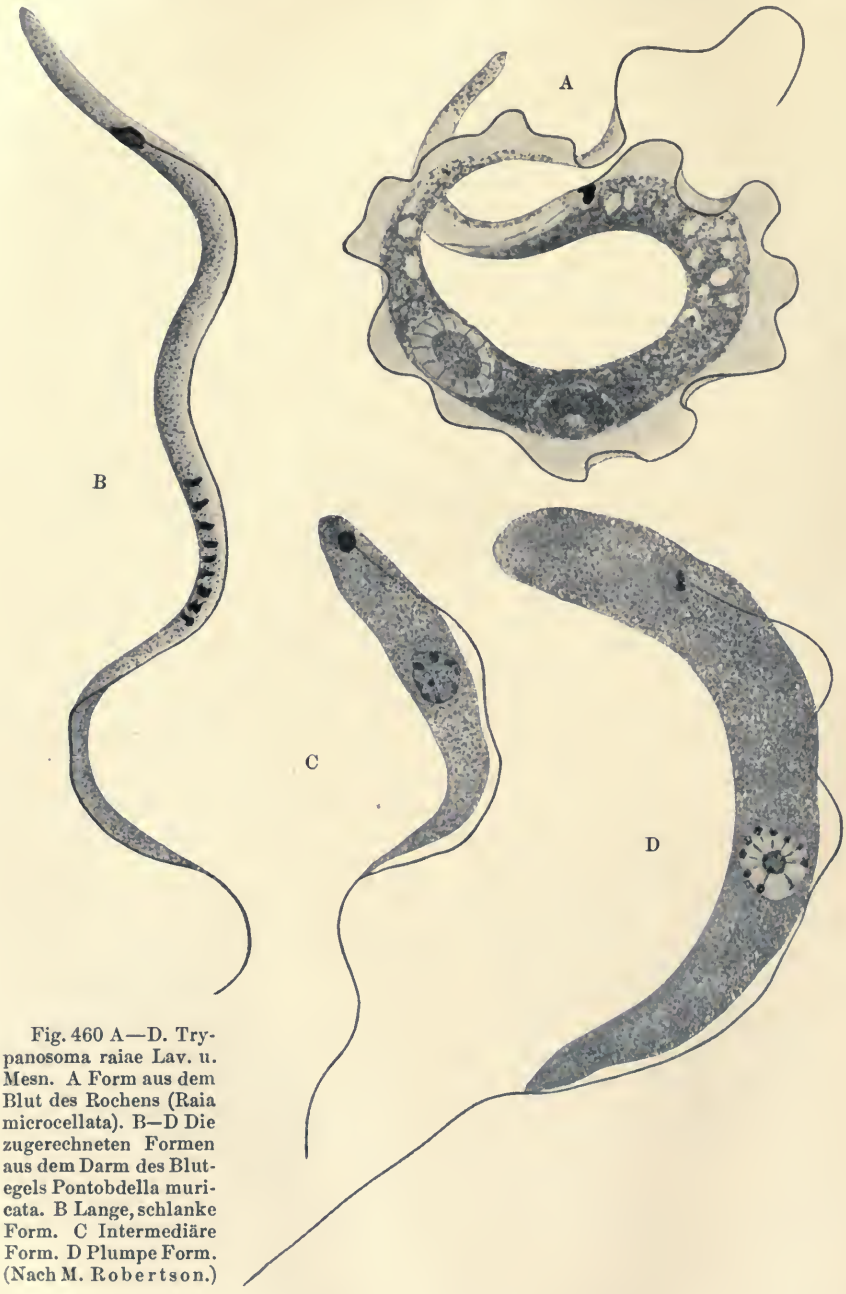



Fig. 460 A—D. Trypanosoma raiae Lav. u. Mesn. A Form aus dem Blut des Rochens (Raia microcellata). B—D Die zugerechneten Formen aus dem Darm des Blutegels Pontobdella muricata. B Lange, schlanke Form. C Intermediäre Form. D Plumpe Form. (Nach M. Robertson.)

laus Kopulationsstadien gefunden zu haben glaubte, beruhten auf falscher Deutung schlechter Präparate. Bestünde jene Analogie zu Recht,

so müßte man mit größter Sicherheit und Regelmäßigkeit die Kopulationsstadien auffinden können.

Die verschiedenen Formen bei einer Trypanosomenart sind verschiedene Wachstums- und Ernährungsstadien; zum Teil sind sie auch auf bestimmte Einflüsse ihres Mediums zurückzuführen.

Meine eigenen Untersuchungen sowie die einiger meiner Schüler weisen mich auf folgende Deutung hin: die schmalen Formen sind normale, rasch sich vermehrende Individuen, während die breiten über eine gewisse Norm hinauswachsen, da ihre Teilungsgeschwindigkeit durch die Wechselwirkung mit den Immunkräften ihres Wirts und eventuell andere Einflüsse behindert ist.

Als Blutparasiten bedürfen die im Blut von Wirbeltieren lebenden Trypanosomen der Vermittlung blutsaugender Tiere zur Verbreitung, d. h. zur Ansteckung neuer Wirte.

Die theoretische Annahme, daß in den Ueberträgern Kopulationsstadien vorkämen, war durch die Beobachtung gestützt, daß die von den Ueberträgern aufgesaugten Trypanosomen nicht immer ohne weiteres auf neue Wirte übergehen. Die rein mechanische Uebertragung unmittelbar nach dem Saugen scheint auch nur in den seltensten Fällen in Betracht zu kommen. In den ersten Tagen nach dem Saugen sind die Zwischenwirte sicher zur Uebertragung unfähig. Nach einiger Zeit werden sie aber wieder infektiös. Das ist bei dem Rattenfloh, dem Ueberträger von Tr. Lewisi, nach 6—9 Tagen, bei der Glossina palpalis, dem Ueberträger von Tr. gambiense, nach ca. 20 Tagen der Fall; andere Angaben schwanken zwischen 7 und 34 Tagen (Kleine, Bruce und Bouffard). Man

Fig. 461 A und B. Massenhaftes Vorkommen von Trypanosoma simiae Bruce, Harvey und Hamerton im Labrum (A) und Hypopharynx (B) von Glossina morsitans. (Nach Bruce.)

schließt daraus, daß die Trypanosomen doch eine bestimmte Umwandlung im Zwischenwirt durchmachen müssen.

Dagegen wurde nachgewiesen, daß die Trypanosomen durch sehr verschiedene Blutsauger übertragen werden können. Trypanosoma Lewisi wird durch Rattenflöhe und Rattenläuse übertragen, Tr. Brucei und Tr. gambiense können außer durch die Tsetsefliegen (Glossina-Arten) auch durch eine ganze Reihe anderer Stechfliegen (Stegomia, Stomoxys, Tabanus, Mansonia etc.) experimentell übertragen werden (s. unten). Ja sogar bei der Dourine (Tr. equiperdum), welche normalerweise durch den Coitus übertragen wird, gelingt Infektion bei Ratten durch Vermittlung der Flöhe, wenn nicht-infizierte Ratten in Nachbarkäfigen neben infizierten gehalten werden, oder bei Pferden in Ställen, in denen Stomoxys vorkommt. Dies könnte dafür sprechen, daß die Trypanosomen nicht an Wirts- und Generationswechsel gebunden sind, wie die Hämosporidien. Es könnte aber auch nur besagen, daß sie von verschiedenen Blutsaugern rein mechanisch übertragen werden, indem sie beim Saugen mit einem Teil des Magen- oder Rüsselinhalts direkt in die Wunde gespieen werden, während sie nur im richtigen Zwischenwirt die notwendigen Entwicklungsschritte durchmachen. Die Tatsachen sprechen dafür, daß im richtigen Zwischenwirt in der freien Natur gewisse Vorgänge ablaufen müssen, über deren Natur wir noch nichts wissen, die aber jedenfalls nicht geschlechtlicher Art sind.

Bisher festgestellte Uebertragungsmethoden durch Zwischenwirte, in denen die Trypanosomen eine gewisse Entwicklung durchmachen.

| Trypanosomen-species | Uebertragungs-modus resp. Ueberträger | Dauer der nicht-infektiösen Periode im Ueberträger | Ort der Entwicklung | Dauer der Infektiosität des Ueberträgers | Beobachter |
|---|---|---|---|---|---|
| T. Brucei | Glossina palpalis | 20 Tage | — | mindest. 83 Tage | Kleine |
| T. gambiense | „ „ | ca. 34 Tage im Durchschnitt 16, 19 u. 22 Tage | Darm | mindest. 75 Tage | Bruce, Hamerton, Bateman u. Mackie |
| T. dimorphon | „ „ | dgl. | „ | dgl. | dgl. |
| T. gambiense | „ „ | 20 Tage | „ | — | Kleine |
| T. Cazalboui = vivax | „ „ | 7 Tage<br>11—35 Tage | Rüssel<br>„ | mindest. $2^1/_2$ Mon. | Bouffard<br>Bruce und Mitarbeiter |
| T. Lewisi | Ceratophyllus fasciatus | 6 Tage | beginnt im Rectum | mindest. 6 Woch. | Minchin und Thomson, Nöller u. a. |
| T. Lewisi | Haematopinus spinulosus | 6 Tage | Darm | — | Prowazek, Baldrey |
| T. Cazalboui | Glossina palpalis, tachinoides u. longipalpis | 6 Tage | Rüssel | — | Bouet und Roubaud |
| Schizotrypanum Cruzi | Conorhinus megistus | 10—25 Tage | Darm | mindest. 5 Monate | Chagas |

Die Entwicklungsvorgänge laufen im Ueberträger hauptsächlich im Darmtraktus ab. Die Uebertragung auf das Wirbeltier kann offenbar auf verschiedene Weise erfolgen. Bei den Rattenflöhen gehen die Trypanosomen mit dem Kot ab, von dem sie beim Ablecken in die Mundschleimhaut der Ratte eindringen. Bei Tsetsefliegen soll beim Stechakt aktives Eindringen der Trypanosomen ins Wirbeltier stattfinden, indem sie, rheotaktisch gereizt, dem Blutstrom entgegenschwimmen. Das soll aus dem Gesamtdarm, von Speicheldrüseninfektionen oder von besonderen im Rüssel festgehefteten Dauerformen aus erfolgen (Fig. 468, vgl. S. 529, 533 und 540).

Auch direkte Infektion durch den Coitus (Tr. equiperdum), durch Uebertragung von trypanosomenhaltigem Augenschleim in den Conjunctivalsack oder in die unverletzte Vagina eines gesunden Tieres (Römer), vor allem auch per os gelingt: bei Tr. Brucei, Evansi und den meisten pathogenen Arten hat sich Infektion durch Verfüttern von Fleisch kranker Tiere ausführen lassen (alle Arten außer Tr. equinum nach Yakimoff und Schiller, equinum nach Elmassian). Schließlich ist auch Eindringen durch die unverletzte Haut nachgewiesen worden (Manteufel).

Diese Vielseitigkeit der Infektionsmöglichkeiten ist durch die auffallende Lebenszähigkeit der Trypanosomen bedingt. Im mikroskopischen Präparat sind sie tagelang lebendig und beweglich zu erhalten, wenn man durch Wachs und Zedernholzöl den Luftzutritt sorgfältig abschließt. (Im Blutplasma leben die Trypanosomen in einem an Sauerstoff sehr armen Medium; dort und im Darm der Blutsauger führen sie offenbar ein anoxybiontisches Dasein.)

In der Leiche bleiben sie ebenfalls relativ lange am Leben, so nach Prowazek Tr. Lewisi im Rattenkadaver 4 Tage lang. Am längsten erhalten sie sich nach Experimenten von Yakimoff und Kohl, welche an pathogenen Arten ausgeführt wurden, wenn die Kadaver in der Kälte gehalten werden (T. Evansi bis zu 58 Stunden). Die große Widerstandsfähigkeit gegen Temperaturschwankungen wurde S. 355 erwähnt.

Nicht nur in sehr verschiedenen Organismen, sondern auch in sehr verschiedenen Organen derselben vermögen die Trypanosomen zu gedeihen. Im lebenden Körper findet man sie außer in der Blutbahn in flüssigkeiterfüllten Hohlräumen und auf der Oberfläche von Schleimhäuten, so T. gambiense in der Cerebrospinalflüssigkeit, T. equiperdum auf den Schleimhäuten der Geschlechtsorgane, viele andere Formen in Milz, Knochenmark, die Stadien in den Insekten, in deren Darm u. s. f. Und auch außerhalb des tierischen Körpers können sie in künstlichen Nährmedien gezüchtet werden, deren Zusammensetzung S. 371 angegeben ist.

Der großen Anpassungsfähigkeit an verschiedene Nährmedien entspricht bei den Trypanosomen auch eine große Fähigkeit zur Aenderung der Form. Die Durchschnittsgröße der Individuen, ferner die Lage von Kern und Blepharoplast, die Ausdehnung der undulierenden Membran, die Dichtigkeit des Plasmas etc. schwanken erheblich beim Uebertragen von einem Wirt auf den andern. So ändert T. Brucei, aus Ratten auf Pferde übertragen, seine Form. Noch erheblichere Aenderungen wurden durch Wendelstadt und Fellmer nach Kaltblüterpassagen beobachtet. Im Darm des Blutsaugers erfolgt bei T. Brucei, gambiense, Lewisi eine erhöhte Differenzierung

der Formen, Wanderung des Blepharoplasten, Aenderung der undulierenden Membran, Auftreten von Herpetomonas-ähnlichen Formen. Am stärksten sind die morphologischen Aenderungen, welche in künstlichen Kulturen auftreten. Trypanosoma Lewisi verliert die undulierende Membran fast oder ganz; T. rotatorium ändert seine Form so sehr, daß man es nicht wiedererkennen würde (Fig. 487—492, S. 514 und 515). Wie Novy zuerst hervorgehoben hat, entsprechen die Formveränderungen, welche blutbewohnende Trypanosomen im Darm von Blutsaugern erfahren, durchaus denjenigen, welche bei Uebertragung in ein künstliches Nährmedium erfolgen.

Neuerdings ist es Wirbitzki sogar gelungen, durch Injektion von Pyronin in das Blut der Wirtstiere Trypanosomen zu züchten, denen der Blepharoplast fehlte, und welche diese Eigenschaft durch Hunderte von Passagen auf ihre Nachkommen vererbten. So ist also nicht einmal der kleine Blepharoplast, der z. B. T. equinum auszeichnet, ein konstantes, zuverlässiges Artmerkmal.

Diese Verhältnisse bringen es mit sich, daß man die Arten von Trypanosomen oft sehr schwer unterscheiden kann. Formen, wie T. rotatorium aus dem Froschblut (Fig. 487 u. 488) oder T. Theileri aus dem Rind (Fig. 450, S. 477), auch T. Lewisi (Fig. 452 A) sind ja relativ leicht durch Maße, Form des Hinterendes, normales Vorkommen zu unterscheiden. Aber auch das gilt nicht für die aus ihnen in Kulturen gezüchteten Formen, welche nach meinen eigenen Erfahrungen in allen Gestalten auftreten: bald einer Herpetomonas, bald einer Leishmania, bald irgendeinem Typ von Trypanosoma entsprechend. Die pathogenen Arten aus den Säugetieren sind morphologisch überhaupt nicht scharf zu sondern, obwohl manche von ihnen immerhin den Eindruck von recht konstanten Rassen machen (z. B. T. nanum).

Fig. 462 zeigt die wichtigsten Formen nebeneinander; man sieht aus der Zusammenstellung, wie ähnlich die „Arten“ einander sind und die Figg. B und C, welche Vertreter zweier Stämme von T. Evansi (aus Indien und Mauritius) zeigen, lassen erkennen, wie inkonstant selbst die geringen Unterschiede sind. Selbst die von T. dimorphon beschriebene geißellose Form kann bei anderen Arten bisweilen auftreten. Von den abgebildeten Formen ist nur T. Lewisi einigermaßen konstant durch die Lage des Kerns und das spitze Hinterende unterschieden.

Ich bin daher durchaus der Ansicht von Rob. Koch, daß wir die meisten pathogenen Formen nicht morphologisch voneinander trennen können; ganz mit Recht hat Koch von den Säugetiertrypanosomen T. Lewisi und Theileri als unterscheidbare Arten der Gruppe von T. Brucei, Evansi, equinum, equiperdum, gambiense, dimorphon etc. gegenübergestellt.

Es hat sich herausgestellt, daß letztere Formen auch durch ihre spezifische Virulenz für einzelne Wirte sich nicht konstant trennen lassen. Trypanosoma Brucei z. B. kann durch fortgesetztes Züchten in einer Tierart, welche für Nagana wenig empfänglich ist, zu einer sehr gesteigerten Virulenz herangezüchtet werden. Auch bei T. Lewisi hat sich eine ungeahnte Erhöhbarkeit der Wirkung nachweisen lassen.

Ebensowenig lassen sich die Immunitätsreaktionen zur Unterscheidung dieser Formen heranziehen; Laveran und Mesnil und andere glaubten sie anfänglich verwenden zu können. Wenn ein

Pferd oder Hund z. B. gegen eine Trypanosomen„art" immunisiert ist, so kann es durch dieselbe Art in der Regel nicht mehr infiziert werden, wohl aber noch durch alle anderen pathogenen Arten. Das schien so lange eine gute Unterscheidungsmöglichkeit darzubieten, bis man nachwies, daß die immunen Tiere — wenn man denselben Trypanosomenstamm, gegen den sie immunisiert wurden, zu einer erhöhten Virulenz heranzüchtet — durch ihn dennoch infiziert und getötet werden. Es würden also damit neue Arten geschaffen sein; eine Annahme, die bei der Labilität der untersuchten Eigenschaften doch nicht gemacht werden darf.

Auch die konstanten Unterschiede, welche z. B. Koch an den Stadien im Glossinendarm bei den afrikanischen pathogenen Trypano-

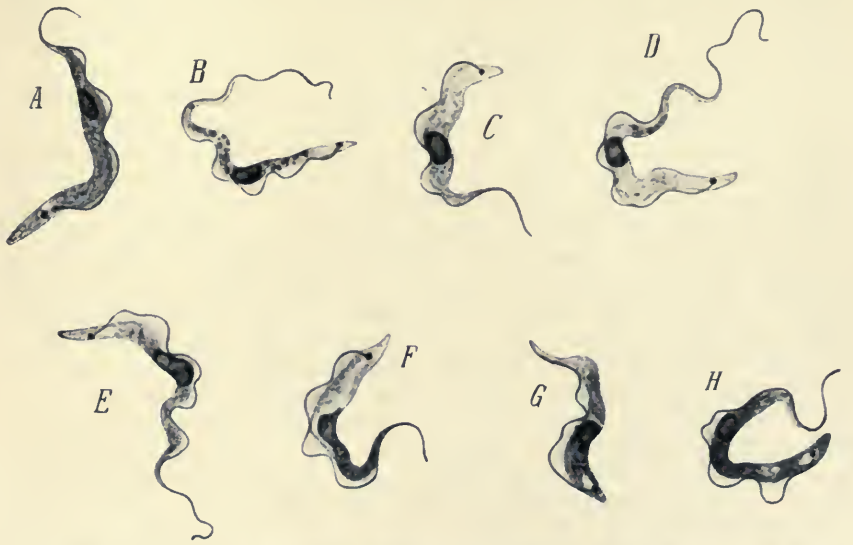



Fig. 462 A—H. Die wichtigsten Säugetiertrypanosomen. (Nach Mikrophotographien von Novy.) A Trypanosoma Lewisi (Kent). B T. Evansi St. (Indien). C T. Evansi St. (Mauritius). D T. Brucei Pl. und Br. E T. equiperdum Dofl. F T. equinum Vog. G T. dimorphon Lav. und Mesn. H T. gambiense Dutton. (Sämtliche bei der gleichen Vergr. 1500.)

somen, speziell T. Brucei und gambiense, zu finden glaubte, haben sich bei kritischer Untersuchung nicht bestätigen lassen. Vor kurzem hat Duke (1914) auf eine Unterscheidungsmöglichkeit zwischen Trypanosomenarten hingewiesen, die Beachtung verdient. Während bei T. congolense, pecorum, nanum und pecaudi die Infektion der Glossina den Darm und den Rüssel betrifft, soll bei T. vivax, uniforme und Cazalboui nur der Rüssel, und schließlich bei T. gambiense und rhodesiense der Darm und die Speicheldrüsen, nie der Rüssel befallen werden.

Trotz der großen hier dargelegten Schwierigkeiten halte ich an meinem 1901 aufgestellten Grundsatz fest, daß man vorläufig, um Verwirrungen zu vermeiden, die einzelnen Trypanosomenformen nach ihrem Wirt, ihrem Vorkommen und ihrer typischen Form im Blut des Wirts unterscheiden und mit besonderen Namen benennen muß.

Es ist aber wohl unzweifelhaft richtig, daß die säugetierpathogenen Formen, wie Koch annimmt, nicht fest fixierte Arten sind. Ob es, wie er meint, „werdende Arten" sind, darüber können wir uns jetzt noch nicht mit Sicherheit aussprechen. Jedenfalls sehen wir die Trypanosomen unter unseren Händen Eigenschaften annehmen und auf ihre Nachkommen vererben, in einer Weise, welche im höchsten Maß unser Interesse in Anspruch nehmen muß. Diese Abänderungsfähigkeit muß für jeden Theoretiker, der sich mit dem Werden von Arten beschäftigt, von größtem Interesse sein. Im Allgemeinen Teil dieses Werks ist S. 291 auf die Bedeutung der Trypanosomen für Theorien der Artbildung hingewiesen worden.

In der neueren Zeit sind viele Arten beschrieben worden, deren Konstanz und sichere Unterscheidbarkeit nicht nachgewiesen ist. Viele solche Formen sind im nachfolgenden nur kurz erwähnt; überhaupt konnte keine vollständige Zusammenstellung für dies enorm angewachsene Gebiet geboten werden.

Die Trypanosomen sind kosmopolitisch verbreitet, doch nimmt ihre Zahl und Bedeutung nach den Polen zu ab. Ihre stärkste Verbreitung besitzen sie in den Tropen, dort spielen sie auch die größte Rolle als Krankheitserreger bei wilden Tieren, Haustieren und dem Menschen. Ihre geographische Verbreitung ist daher vielfach bedingt durch Wanderungen, Handelsstraßen, Kriegszüge, Tiertransporte.

Da unter den parasitischen Flagellaten die Trypanosominen bei weitem die größte Bedeutung haben, so sei an dieser Stelle der allgemeine Abschnitt über jene eingeschaltet, der fast ausschließlich von Trypanosominen handelt, jedoch vorgreifend auch einiges über Parasitismus von Formen aus anderen Gruppen enthält.

Wir rechnen zu den Trypanosominen folgende Gattungen:

Herpetomonas Kent, em. Doflein,
Trypanosoma Gruby,
Schizotrypanum Chagas,
Endotrypanum Mesnil und Brimont,
Leishmania R. Ross.

## Der Parasitismus und die pathogene Bedeutung der Flagellaten.

Die große Mehrzahl der Geißelinfusorien ist freilebend, viele von ihnen sind sogar in der Ernährung von anderen Organismen vollkommen unabhängig. Die ganze Unterklasse der Phytomastigina, vor allem die Phytomonadinen und die Chrysomonadinen, sind holophytisch; nur wenige ihrer Angehörigen ernähren sich ausschließlich tierisch durch Aufnahme geformter Nahrung oder saprozoisch durch Aufnahme gelöster organischer Substanzen. Ebenso wiegt die pflanzliche Ernährungsweise unter den Euglenoidinen vor. Diese drei Gruppen von Flagellaten enthalten denn auch fast gar keine Parasiten. Allerdings finden wir bei den Phytomastiginen Symbiose als besondere Form des Parasitismus entwickelt. Viele der holophytischen Formen gedeihen am besten, wenn außer den Bedingungen zu pflanzlicher Ernährung ihnen auch noch gelöste organische Substanzen angeboten werden. Solche finden sie in geeigneter Form bei symbiotischer Lebensweise (vgl. Zoochlorellen und Zooxanthellen). Es ist sehr wohl möglich, daß intracelluläre Symbiose von chromophyllhaltigen Organismen den Ausgangspunkt für die Entstehung mancher Zellparasiten

geboten hat. Diese Symbiose kommt übrigens nur in Organismen mit intracellulärer Verdauung (Protozoen und niedere Metazoen) vor, offenbar begünstigt und ermöglicht durch aktive Aufnahme der Symbionten in die tierischen Zellen. In ihnen vermögen sie, wenn sie genügende Widerstandskräfte besitzen, zu gedeihen, ja oft stark zu wuchern. Vielfach scheint ein dauernder Kampf zwischen den Symbionten und ihren Wirten stattzufinden, in welchem letztere zeitweilig obsiegen, während ein Ueberwuchern der ersteren noch nicht beobachtet wurde.

Die wichtigsten unter den bisher bekannten parasitischen Flagellaten finden sich aber alle in den Ordnungen der Protomonadinen und der Polymastiginen. In diesen Ordnungen kennen wir nur holozoische oder saprosmische Formen. Diese beiden Ernährungsformen haben den Ausgangspunkt für die Entstehung parasitischer Lebensweise geboten.

Unter den parasitischen Flagellaten finden wir

1) harmlose Bewohner von Körperhöhlen,
2) Bewohner von normalen Schleimhautoberflächen,
3) Bewohner entzündeter und zerfallender Schleimhäute,
4) Blutparasiten,
5) Zellparasiten.

Weit verbreitet sind die Flagellaten als harmlose Bewohner von Körperhöhlen, vor allem des Darms. Und zwar kommen sie da sowohl als Holozoen wie auch als Saprozoen vor. Von den Trichomonasarten z. B. wissen wir, daß sie sich holozoisch durch Fressen von Mikrokokken und anderen Bakterien ernähren, sie lassen sich auch lange in Infusionen züchten; die Herpetomonaden und Leptomonaden dagegen nehmen nur flüssige Nahrung saprosmisch auf.

Solche Formen können im Darm ihrer Wirte oft in erheblichen Mengen vorkommen, ohne eine erkennbare Schädigung derselben zu veranlassen. So kommen bei Reptilien in der Kloake, bei Säugetieren im Dünndarm mit großer Regelmäßigkeit bei fast allen Individuen, oft in großen Massen solche kleinen Flagellaten vor (vgl. unten Trichomonas, Hexamitus etc.). Sie leben meist in dem Kotbrei, welcher die betreffenden Organe erfüllt, indem sie sich in demselben frei bewegen. Manche Formen zeigen immerhin eine Tendenz, sich an den Schleimhautoberflächen aufzuhalten und Buchten, Falten, Krypten etc. der Schleimhaut zu bevorzugen. Hier sind sie von der peristaltischen Strömung unbelästigt, und an der Schleimhaut finden sie eventuell auch in anderen Organen als dem Darm, in den normalen Exsudaten oder in Mikroorganismen, welche in diesen wuchern, die nötige Nahrung. So können solche Flagellaten wie Trichomonas auch in der Mundhöhle, in der Pleurahöhle und in der Vagina existieren. Andere Formen, wie z. B. Lamblia, saugen sich direkt an die Darmwand fest.

Wenn nun an ihrem normalen Aufenthaltsort oder in dessen Nachbarschaft pathologische Prozesse sich entwickeln, so können dadurch die Existenzbedingungen der Parasiten sich so sehr verbessern, daß eine sehr bedeutende Vermehrung derselben stattfindet. Sie überschwemmen das von ihnen bewohnte Organ, und es scheint, daß in manchen Fällen dann besondere Krankheitserscheinungen von ihnen verursacht werden. Das muß besonders der Fall sein bei solchen Formen, welche, wie Lamblia, sich an die Darmepithelzellen ansaugen; sie müssen bei reichlicher Vermehrung einen starken Reiz ausüben. So kommt es denn, daß man in manchen Fällen bei Lamblieninfektion

von Flagellatendiarrhöe oder Flagellatendysenterie sprechen kann. Mir scheint es nicht unwahrscheinlich, daß auch andere Formen gelegentlich ähnliche Darmerkrankungen verursachen können.

Pathologische Prozesse in der Nähe des von den Parasiten bewohnten Organs führen oft zu deren Verbreitung über ihren normalen Wohnort hinaus. So ist es eine bekannte Tatsache, daß Lamblia und Trichomonas beim Menschen bei Carcinomen in den Magen hinein vordringen, auch eventuell bei pathologischen Vorgängen in der Lunge auftreten. Vorbedingung für ihre Vermehrung an solchen Orten, wie auch für das Wuchern von Trichomonas vaginalis in der Vagina und Harnröhre ist alkalische Reaktion der vorhandenen Flüssigkeit.

Auch müssen wir nicht übersehen, daß Stoffwechselprodukte von Tieren immer schädigend auf andere Arten wirken können, auch können Sekrete, Verdauungsprodukte, Gifte wirksam werden. So können bei Massenentwicklung sonst harmlose Parasiten gefährlich werden. Auch dürfen wir annehmen, daß sich besonders virulente Rassen entwickeln können, d. h. solche, welche durch Qualität oder Quantität der ausgeschiedenen Stoffe usw. ihre Wirte stärker schädigen.

Bei all den bisher besprochenen Formen erfolgt die normale Uebertragung von einem Wirt auf den anderen durch Vermittlung von Cysten. Bei den Darmflagellaten ist in vielen Fällen das Vorkommen von Cysten nachgewiesen, in einigen auch durch das Experiment gezeigt, daß diese Cysten tatsächlich der Uebertragung dienen (vgl. Trichomonas). Es ist wahrscheinlich, daß die Cysten Austrocknung vertragen und durch die Luft vom Wind mit dem Staub verbreitet werden. Dann können sie mit der Nahrung, dem Wasser oder direkt im Staub durch den Mund in den Darm geraten, wo die Cysten sich unter dem Einfluß der Verdauungssäfte öffnen.

In einigen Fällen, z. B. bei Mäusen, Ratten, Insekten etc., kommt noch ein weiterer Modus der Uebertragung in Betracht. Unter dem Einfluß der allmählichen Eintrocknung bilden die Darmflagellaten wie auch viele andere Protozoen temporäre Cysten, welche einer vollkommenen Austrocknung nicht widerstehen können. Wie Wenyon nachgewiesen hat, können sie aber bei Tieren, welche feuchten Kot fressen, zur Infektion Anlaß geben. Diese Methode führt auch vielfach zur Infektion, ohne daß die Parasiten sich encystieren; denn der Kot mancher Tiere enthält freie Parasiten, welche in ihm eine Zeitlang leben; so ist Trypanosoma Grayi im Kot von Tsetsefliegen nachgewiesen worden. Gerade bei Insekten kommt diese Methode der Infektion wohl sicher in Betracht. Aehnlich erfolgt wohl auch durch Kot von Insekten gelegentlich die Einsaat von Parasiten in Pflanzensäfte (vgl. Herpetomonas Davidi Laf.) und von dort aus Neuinfektion der Insekten.

Trichomonas vaginalis kann auch gelegentlich bei der Begattung aus der Vagina des Weibes auf die Harnröhre des Mannes übergehen; der Fall müßte viel öfter vorkommen, wenn nicht krankhafte Prozesse aus irgendwelcher anderen Ursache die Harnröhre des Mannes für eine solche Infektion vorbereiten müßten.

Bisher hatten wir vorwiegend die Parasiten der Wirbeltiere und des Menschen ins Auge gefaßt. Darmparasiten kommen aber auch bei Wirbellosen zahlreich vor. Weiter unten werden von solchen

Parasiten die Herpetomonaden ausführlicher behandelt. Auch die Trichonymphiden sind in diesem Zusammenhang zu erwähnen. Im allgemeinen scheinen diese Parasiten ihren Wirten nicht erheblichen Schaden zuzufügen. Doch kann ihre Vermehrung mitunter so stark sein, daß die befallenen Tiere daran zugrunde gehen. Welche Schädigungen dies bedingen, ist noch nicht genauer untersucht worden.

Die wichtigsten pathogenen Organismen unter den Flagellaten sind die Blutparasiten, die Trypanosomen und ihre Verwandten. Sie kommen als typische Trypanosomen fast nur bei Wirbeltieren vor, und zwar bewohnen sie bei diesen außer der die Hohlräume des Blutgefäßsystems erfüllenden Blutflüssigkeit auch die in anderen Körperhöhlen vorkommenden normalen oder pathologischen

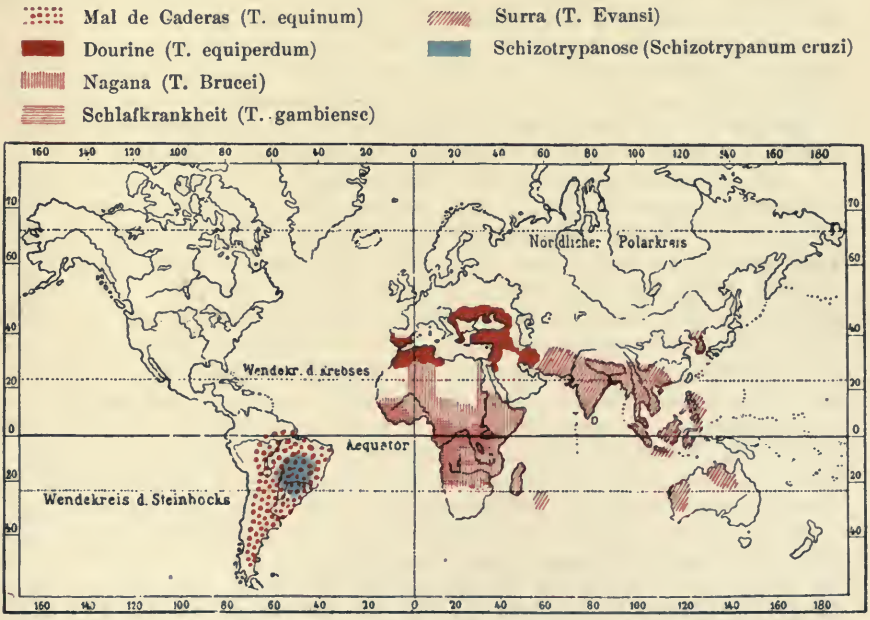



Fig. 463. Hauptverbreitungsgebiete der wichtigsten Trypanosomen auf der Erdoberfläche.

Flüssigkeitsansammlungen. Nicht in allen Fällen verursachen die Trypanosomen schwere Krankheiten, so ist das Tr. Lewisi der Ratten nur im Anfang der Infektion krankheitserregend. Bei den niederen Wirbeltieren scheinen sie keine schweren Erkrankungen herbeizuführen; immerhin führt man die Anämie der Fische auf die ähnlich wie die Trypanosomen parasitierenden Trypanoplasmen zurück. Und auch bei den anderen Wirten, besonders den Vögeln, ist eine pathogene Wirkung zweifellos vorhanden. Doch ist die krankheitserregende Wirkung naturgemäß vor allem beim Menschen und den größeren Säugetieren studiert worden. Nach Art der Septikämien ist auf der Höhe der Infektion das Blut der erkrankten Tiere von zahllosen Trypanosomen überschwemmt, welche auch in Milz, Knochenmark, Leber, Lymphdrüsen, in der Cerebrospinalflüssigkeit, auf der Schleimhautoberfläche von Augen, Geschlechtsorganen etc. gefunden werden.

Im Blut äußern sich die Wirkungen der Trypanosomeninfektion als Giftwirkung und durch Verstopfung feiner Blutgefäße. Die Giftwirkung ist nicht sehr stark, doch hat sie zuzeiten Auflösung von roten Blutkörperchen zur Folge, wodurch als charakteristisches Symptom Anämie herbeigeführt wird. Fieber ist meist vorhanden, und zwar ziemlich hohes: 41° C; dieses ist intermittierend, und ebenso unregelmäßig wie das Auftreten und Verschwinden der Parasiten im peripheren Kreislauf. Auf die Giftwirkung im Zentralnervensystem ist wohl auch die Schlafsucht zurückzuführen, welche bei manchen Trypanosomenkrankheiten auftritt (s. übrigens S. 495). Ferner kommen Gewebeschädigungen durch die Giftwirkung in verschiedenen Organen, am Auge, im Nervensystem etc., Störungen des Gemüts und der psychischen Fähigkeiten, sowie Krämpfe, Lähmungen, Impotenz usw. im Gefolge der Infektion mit Trypanosoma gambiense vor.

Teils auf die Embolien, teils auf die Giftwirkung sind Hyperämien, Blutaustritt in Gewebe, Hautausschläge, Oedeme, Plaquesbildung zurückzuführen, welche bei allen Trypanosomeninfektionen auftreten. Vorkommen von reichlichen Exsudaten ist ein regelmäßiger Befund; ferner Vergrößerung der Milz und vor allem der Lymphdrüsen.

Bei vielen Infektionen mit Trypanosomen ist der Verlauf intermittierend, indem Perioden mit massenhafter Vermehrung der Parasiten im peripheren Blut mit Perioden abwechseln, in denen sie fast vollkommen verschwunden zu sein scheinen. R. Ross und seine Schüler haben durch genaue Zählungen nachgewiesen, daß die Häufigkeitskurve der Trypanosomen eine ziemlich regelmäßige ist und zum Fieber in gewissen Beziehungen steht. Wohl mit Recht führen sie die Abnahme der Trypanosomen auf das Anwachsen der Antikörper im Organismus zurück und die Rezidive auf die Anpassung der Trypanosomen an dieselben. In der Milz scheint vor allem eine ausgiebige Zerstörung der Trypanosomen stattzufinden; im Knochenmark scheinen sie sich am längsten zu halten. Da sind sie noch zu finden, wenn man im peripheren Blut gar keine Individuen mehr nachweisen kann. Von dort aus erfolgt die Ueberschwemmung des Bluts bei den Rezidiven. Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, daß im Blut eines infizierten Tieres die Trypanosomen so selten werden können, daß man sie durch mikroskopische Blutuntersuchung nicht nachweisen kann. In solchen Fällen kann man ihr Vorhandensein durch Anlegen einer Kultur feststellen. In derselben vermehren sie sich und sind dann leicht nachweisbar. So haben zuerst Novy und Mc Neal in Vögeln, welche keine Trypanosomen zu enthalten schienen, solche nachgewiesen und dadurch auf eine bedeutsame Fehlerquelle beim Studium der Blutparasiten hingewiesen. Durch Anlegung von Kulturen hat man schon manche interessanten Entdeckungen gemacht, so die weite Verbreitung der Rindertrypanosomen vom Typus des Tr. franki und theileri festgestellt. Es ist sehr wohl möglich, daß vor allem in den tropischen Ländern beim Menschen und bei allen möglichen Tieren sich durch die Kulturmethode noch manche in der Regel harmlose, gelegentlich aber auch pathogen wirkende Trypanosomen auffinden lassen. — Es wurde anfangs angenommen, daß ein ultramikroskopisches Stadium der Trypanosomen im Blut existiere, welches sie der Beobachtung im Präparat entziehen könne. Filtrierversuche haben dies sehr unwahrscheinlich gemacht. Doch zeigen z. B. Dofleins Befunde an Kulturen von T. rotatorium,

daß außerordentlich kleine „Dauerstadien“ auftreten können, welche wohl sehr leicht der Beobachtung entgehen müssen, und welche doch zur Weiterentwicklung und zur Umwandlung in normale, große Formen fähig sind. Solche Dauerstadien sind auch bei allen anderen Trypanosomen gefunden worden (durch Breinl u. a.).

Die verschiedenen vorhin erwähnten Symptome können bei sämtlichen Trypanosomosen oder Trypanosomiasen, wie die durch Trypanosomen erzeugten Krankheiten genannt werden, vorkommen. Aber sie treten in verschiedener Kombination auf, indem bei der einen Seuche diese, bei der anderen andere Symptome in den Vordergrund treten.

Nach den Symptomenkomplexen und der geographischen Verbreitung, sowie der Uebertragungsweise und gewissen Charakteren der Trypanosomen selbst, hat man die verschiedenen Seuchen unterschieden, von denen die wichtigsten die folgenden sind:

1) Die Schlafkrankheit und das Trypanosomenfieber des Menschen, erzeugt durch Trypanosoma gambiense (S. 536). Das Trypanosoma kann bei infizierten Menschen jahrelang im Blut vorhanden sein, ohne daß bemerkenswerte Krankheitssymptome vorliegen. Vielleicht können manche Menschen auch wieder von Parasiten frei werden, ohne daß es zum Ausbruch einer Krankheit gekommen wäre (?). Der häufigere Fall scheint aber zu sein, daß nach irgendeiner die natürliche Resistenz herabsetzenden Schädigung eine starke Vermehrung der Trypanosomen stattfindet. Dann kommt es zu einer von zwei verschiedenen Formen der Krankheit. Bei dem Trypanosomenfieber leiden die Patienten an regelmäßig oder meist unregelmäßig auftretenden mehrtägigen Fieberanfällen, welche mit verschiedenen der oben genannten Symptome kombiniert sein können: Oedeme, Hautflecken, vor allem stets Lymphdrüsenschwellung etc. Die Krankheit verläuft chronisch und führt oft erst nach Jahren unter den Erscheinungen zunehmender Kachexie zum Tode, ohne daß Schlafsucht aufgetreten wäre.

Die zweite Krankheitsform, die Schlafkrankheit, glaubte man zuerst vom Trypanosomenfieber scharf unterscheiden zu müssen, bis sich im Laufe der Zeit die Identität der Erreger herausstellte. Auch kann Trypanosomenfieber in Schlafkrankheit übergehen. Letztere ist durch Schlafsucht und Abmagerung charakterisiert. Die Erkrankten werden apathisch und versinken in einen oft wochenlangen Schlafzustand, aus welchem sie nur vorübergehend zur Aufnahme von Nahrung etc. aufwachen, bis auch diese Unterbrechungen aufhören und schließlich der Tod eintritt. Die bei Schlafkrankheit stets in der Cerebrospinalflüssigkeit vorhandenen Trypanosomen werden von den einen für die Hauptursache der Schlafsucht gehalten, während andere der Ansicht sind, daß die Trypanosomeninfektion für eine Kokkeninfektion prädisponiere, welche eine akute oder chronische Cerebrospinalmeningitis und Encephalitis hervorrufe. Bakterielle Meningitis oder Encephalitis wird auch tatsächlich bei den Sektionen stets gefunden, und als ihre Ursache ist von der portugiesischen Kommission unter Bettencourt eine besondere Kokkenart (Hypnococcus) bezeichnet worden. Es ist aber nach den Ergebnissen von Tierversuchen wahrscheinlich, daß diese Infektion erst ganz kurz vor dem Tod eintritt, und daß die Schlafkrankheitssymptome doch durch die Trypanosomen verursacht werden.

Die Trypanosomose des Menschen, welche in der Hauptsache Neger befällt, neuerdings aber auch zu sehr zahlreichen Erkrankungen von Weißen geführt hat, ist im tropischen Afrika weit verbreitet (vgl. S. 527 ff. u. Fig. 463). Vor einigen Jahren fand man in Gambien 6 ‰ der Eingeborenen infiziert (Dutton und Todd), am Kongo 46 ‰ (Dutton, Todd und Christy), in Uganda 29 Proz., in gewissen Distrikten sogar 50—75 Proz. (Greig und Gray). Neuerdings hat am Kongo, in Uganda, an der Grenze von Deutsch-Ostafrika die Seuche noch an Ausdehnung gewonnen. Und es sind im letzten Jahrzehnt sicherlich mehrere 100000 Menschen an ihr zugrunde gegangen (in der Provinz Busoga am Victoria-Nyanza, Brit. Ostafrika, starben 1902—1905 an Schlafkrankheit 30000 Menschen). In der allerneuesten Zeit ist es gelungen, sie in einigen Gebieten durch rationelle Prophylaxe einigermaßen einzudämmen; doch scheint im großen und ganzen das Verbreitungsgebiet der Schlafkrankheit immer noch im Wachsen begriffen.

Entgegen früheren Annahmen ist durch neuere Forschungen festgestellt, daß Trypanosoma gambiense auch in vielen Tieren, z. B. Antilopen vorkommt. Durch die Untersuchungen von Bruce und seinen Schülern (Duke, Yorke, Kleine, Taute u. a.) wissen wir, daß die Antilopen ein „Reservoir“ für die Schlafkrankheitserreger selbst in von Menschen unbewohnten Gegenden bilden können. Aehnliches muß auch für Haustiere gelten.

Ja es ist festgestellt, daß neben Trypanosoma gambiense auch alle möglichen Viehseuchen erzeugende Trypanosomen, z. B. T. uniforme, vivax, in Antilopen und anderen wilden Tieren leben können, ohne ihnen erheblich zu schaden. Das Wild scheint also, wie für T. Brucei, für alle wichtigeren Trypanosomenarten als „Reservoir“ dienen zu können.

Bedeutungsvoll in diesem Zusammenhang ist auch die Tatsache, daß nach Feststellungen von Kleine u. a. das Tr. rhodesiense, eine Form, welche auch Schlafkrankheit beim Menschen erzeugt (s. u. S. 541), durch Glossina morsitans übertragen wird, die nach der bisherigen Annahme nur die Nagana übertragen sollte (vgl. S. 527).

2) Die Nagana oder Tsetseseuche, verursacht durch das Trypanosoma brucei (S. 525), ist eine Krankheit, welche in ganz Afrika südlich der Sahara vor allem die Huftiere befällt.

Die Krankheit äußert sich in folgenden Symptomen: Es tritt eine starke Temperaturerhöhung ein, im Verlauf des Fiebers stellt sich auch Milzschwellung auf das Vier- bis Fünffache der normalen Größe ein; bei den kranken Tieren ist das Blut erfüllt mit den Trypanosomen. Bruce konnte nachweisen, daß 14 Tage nach einer Infektion sich in 1 ccm Blut 140000 Trypanosomen fanden. Dementsprechend war die Abnahme der Zahl roter Blutkörperchen eine ungeheure: beim Pferd sank sie in einem Fall von $5\frac{1}{2}$ Mill. auf $2\frac{1}{2}$ Mill., in einem zweiten Fall von über 7 Mill. auf 1600000 im Kubikzentimeter. Die Folge ist schwere Anämie. Es tritt starke Abmagerung ein, die Tiere fressen nicht mehr, ihr Fell wird struppig. Oedeme treten auf, welche vor allem auch die Genitalien befallen.

Die Nagana befällt außer Huftieren auch alle möglichen anderen Tiere, Nager, Raubtiere etc.

Für Hunde steht es fest, daß sie sich auch durch Fressen von Fleisch kranker Tiere infizieren können.

Von den wilden Tieren, besonders den Herden der Antilopen, Büffel usw., wird die Krankheit auf die Haustiere übertragen, bei denen sie verheerend wirkt.

Bei Hunden nimmt die Krankheit meist einen raschen Verlauf; bei Pferden dauert sie oft Wochen bis Monate, beim Rind kann sie sich sogar jahrelang hinziehen. Heilungen werden nur selten beobachtet.

Auch beim Wild tritt die Infektion nicht so heftig auf, daß sie ein rasches Sterben herbeiführte, meist zeigen die Tiere gar keine Krankheitssymptome; infolgedessen kann eine wandernde infizierte Antilopenherde z. B. weite Gebiete anstecken.

Meist tritt die Seuche als Epidemie auf, und es wird dann nicht selten in kurzer Zeit der ganze Viehbestand einer Gegend ausgerottet.

Die wirtschaftliche Bedeutung der Nagana ist daher eine sehr beträchtliche. Große Massen von Tieren gehen in Afrika alljährlich an ihr zugrunde. Große Gebiete sind durch ihr endemisches Vorkommen für die Kolonisation verschlossen.

3) Die Surra, welche durch das Trypanosoma Evansi (S. 529) verursacht wird, vertritt die Nagana in Asien. Sie ist in Vorder- und Hinterindien, auch in Niederländisch-Indien, den Philippinen und im nördlichen Australien beobachtet worden. Dort befiel sie hauptsächlich Pferde, Kameele, Elefanten und Büffel. Besonders unangenehm machte sie sich der indischen Regierung dadurch bekannt, daß sie bei Transporten und Feldzügen Hunderte von Pferden und Maultieren tötete, so im Jahre 1880 300 Pferde bei einem einzigen Regiment. Sie ist nach Mauritius und wahrscheinlich auch nach Ostafrika mit Tiertransporten verschleppt worden.

In den Temperaturverhältnissen gleicht die Surra sehr dem Febris recurrens, nach Steel, welcher ja auch zuerst in dem Trypanosoma eine riesige Spirochäte zu sehen glaubte. Der Parasit ist nur während der Temperatursteigerung im Blut vorhanden, sonst nicht nachweisbar. Die Pausen sind oft recht lange. Schwäche, Blutarmut, Abmagerung, blutunterlaufene Flecken am Bauch sind für die kranken Tiere charakteristisch und führen zu schnellem Tod oder langem Siechtum. Spontane Heilungen scheinen gar nicht oder doch nur ganz ausnahmsweise vorzukommen (Koch).

Das Surratrypanosom wurde im Jahre 1880 von dem englisch-indischen Militärarzt Evans als erstes krankheitserregendes Trypanosom entdeckt. Es wurde aber nicht als solches erkannt, sondern als „Spirochäte“ beschrieben.

Auch im nördlichen und westlichen Afrika kommen einige endemische Seuchen vor, deren Erreger sich von T. Brucei etwas unterscheiden, und welche durch andere Stechfliegen, als durch Tsetsen, übertragen werden. Manche Autoren reihen diese der Surra an; so hat Mesnil mit ziemlicher Sicherheit am Senegal T. Evansi nachgewiesen.

4) Die Dourine oder Beschälsäuche (Mal du coït) befällt die Pferde in Europa, Nordafrika und Westasien. (Erreger Trypanosoma equiperdum, S. 534.) Wahrscheinlich ist eine in Soemedang, Java, beobachtete Epidemie hierher zu rechnen. Taher, eine Pferdekrankheit in Algier, soll nach Mesnil nicht identisch mit Dourine sein, obwohl die Trypanosomen morphologisch nicht unterscheidbar sind. Die Krankheit ist schon lange bekannt gewesen. Sie äußert

sich durch blutunterlaufene Flecken in der Haut, Oedeme (bei den künstlich infizierten Kaninchen besonders der Ohren), auch zeigen sich alle Schleimhäute angegriffen, besonders diejenigen der Augen, der Leibeshöhle und der Geschlechtsorgane. Zahlreiche Trypanosomen finden sich außer im Blut in allen Exsudaten (z. B. auch denen des Auges).

Die Dourine befällt vorwiegend die zur Zucht verwandten Hengste und Stuten, Esel und Eselinnen. Sie wird — was sie von den anderen Trypanosomosen unterscheidet — ausschließlich durch den Coïtus übertragen.

Infolgedessen war es möglich, sie in Mitteleuropa durch sorgfältige Auswahl des Zuchtmaterials zum vollkommenen Erlöschen zu bringen, noch ehe man den Erreger kannte, welcher von Rouget 1896 entdeckt wurde. Doch ist die Seuche neuerdings wieder in verschiedenen Gegenden Mitteleuropas eingeschleppt worden.

5) Das Mal de Caderas, die Kreuzlähme oder Kruppenkrankheit der Pferde, ist in Südamerika von Argentinien bis zum Amazonas verbreitet. Als Erreger wird das Trypanosoma equinum (S. 535) angesehen, welches 1901 von Elmassian entdeckt wurde. Auch bei dieser Krankheit sind die Symptome im allgemeinen dieselben, wie bei den übrigen Trypanosomen. Besonders hervorzuheben ist die Lähmung der hinteren Extremitäten, welche auffälliger ist als bei den anderen Trypanosomosen, bei denen sie jedoch auch vorkommt.

6) Das Gambiafieber der Pferde, von Dutton und Todd 1902 entdeckt, wird durch das T. dimorphon (S. 531) verursacht. Die Symptome sind im allgemeinen denen der Nagana ähnlich. Die Krankheit ist in Senegambien, dem Nigergebiet und auch sonst in Afrika verbreitet.

Außer diesen Trypanosomosen sind bei Haustieren noch eine ganze Anzahl von meist in abgegrenzten Gebieten lokalisierten Seuchen beschrieben worden, welche zum Teil auf bekannte Trypanosomen, zum Teil auf neu beschriebene Formen zurückgeführt wurden.

Ich führe an: Mal de la Zousfana bei den Pferden, El Debab bei den Dromedaren in Algier, wahrscheinlich dieselbe Krankheit, der Surra ähnlich. Der letzteren steht auch nahe: Mbori, eine Krankheit der Kameele im Sudan, naganaähnliche Seuchen der Schweine in Ostafrika, der Schafe am Kongo (T. congolense Broden), der Huftiere im Somaliland (Aino). Dann sind zu erwähnen die Seuchen des oberen Nigergebietes: Souma bei Pferden und Rindern, erzeugt durch das T. Pecaudi Laveran; schließlich eine weitere Krankheit der Dromedare, erzeugt durch T. soudanense Laveran.

7) Die Schizotrypanose. Eine besondere Stellung nimmt die Schizotrypanose Brasiliens ein. Ihr Erreger Schizotrypanum cruzi wirkt auf den befallenen Organismus des Menschen und der Versuchstiere hauptsächlich während eines intracellulären Lebens ein. In dieser Eigentümlichkeit erinnert er an die Leishmanien. S. cruzi kommt nur zeitweise im peripheren Blut vor; die Vermehrung erfolgt ausschließlich in Zellen der Organe, wobei die Stadien geißellos sind und sehr an Leishmanien erinnern.

Auch bei dieser Seuche wird eine akute und eine chronische Form unterschieden; nur bei der ersteren gelingt regelmäßig der Parasitennachweis im Blut. Bei dieser Form soll das Nerven-

system besonders leiden; es kommen Hirn- und Hirnhautentzündungen vor, Geistesschwäche, Lähmungen und vollkommene Verblödung können die Folgen sein.

Bei der chronischen Form ist vor allem die Schilddrüse betroffen, deren krankhaft veränderte Funktionen Myxödem, Pseudomyxödem, Herzstörungen, nervöse Symptome, Kropf und Zurückbleiben im Wachstum zur Folge haben.

Die Organe des befallenen Individuums sind vielfach von den Vermehrungsstadien des Parasiten geradezu überschwemmt. Die serösen Häute sind entzündet, die Lymphdrüsen geschwollen; es zeigt sich fettige Degeneration der Leber, Schwellung und Erweichung der Milz, Veränderungen der Schilddrüse (Sklerose, Verkalkung), der quergestreiften und Herzmuskeln und des Nervengewebes.

Künstliche Infektion gelingt bei Meerschweinchen, Mäusen, Ratten, Kaninchen, Hunden, Katzen und Affen, vor allem bei Callithrix penicillata, dem brasilianischen Seidenäffchen.

Die Krankheit ist in Brasilien endemisch, befällt vor allem Kinder. Sie wird durch die sogenannte Barbierwanze (Conorhinus megistus Burm.) übertragen (vgl. S. 503 u. Fig. 467, S. 502).

Die niederen Wirbeltiere scheinen nicht so schwer unter den Trypanosomeninfektionen zu leiden, wie die Säugetiere: relativ stark die Vögel, sehr wenig die Kaltblüter. In allen Fällen scheinen aber die Kulturrassen die geringste Widerstandsfähigkeit zu zeigen, und bei der Uebertragung des Virus vom wilden Tier auf das Haustier wird das letztere meist von schwerer Krankheit befallen, während das erstere nur eine geringe oder gar keine Schädigung zeigte.

Auch bei den Zuchtfischen wird durch Blutflagellaten wahrscheinlich eine Seuche mit großer Sterblichkeit hervorgerufen. Doch sind es bei diesen die Trypanoplasmen (S. 563), welche als Krankheitserreger, soweit wir bis jetzt wissen, die größere Rolle spielen. Mit ihnen bringt man die Schlaffsucht der Karpfen in Zusammenhang (vgl. Plehn 1903, Hofer 1904).

Es ist durchaus nicht sicher, ob alle hier und oben angeführten Seuchen und ihre Erreger wirklich voneinander zu trennen sind. Bei dem gegenwärtigen Stand der Forschung ist es aber jedenfalls empfehlenswerter, durch scharfe Unterscheidung den Ueberblick über die Tatsachen zu erleichtern, als durch Zusammenwerfen der Beobachtungen Verwirrung zu riskieren. Somit kann man, unbeschadet der theoretischen Anschauungen, die Aufstellung der vielen Arten billigen.

Wir haben oben (S. 488) gesehen, daß man außer der Morphologie der Arten die Empfänglichkeit der Immunitätsreaktionen der Wirte zur Unterscheidung der Formen herangezogen hat. Ein weiteres Merkmal wird von manchen Autoren in der Art der Uebertragung erblickt.

Während bei der Dourine die Begattung die einzige Form der Uebertragung ist, kommt dieser Infektionsmodus bei den anderen Trypanosomen nur gelegentlich in Betracht (T. gambiense, Schizotrypanum Cruzi). Seit den Untersuchungen von Bruce wissen wir, daß Blutsauger bei der Verbreitung dieser Seuchen die Hauptrolle spielen. Im tropischen Afrika sind die Tsetsen die wichtigsten Ueberträger der Trypanosomen.

Die Tsetsen sind Fliegen oder Dipteren aus der Familie der Musciden, zu welcher unsere Stubenfliege Musca domestica L. gehört. In dieser Familie, deren meiste Mitglieder nicht blutsaugend sind, bildet die Gattung Glossina mit Stomoxys und einigen anderen eine gut charakterisierte Gruppe blutsaugender Gattungen. Die Tsetsen sind also nahe verwandt mit dem bei uns verbreiteten Wadenstecher (Stomoxys calcitrans M.). Es sind kleine unscheinbare Fliegen, welche oft in großen Mengen vorkommen. Sehr charakteristisch ist bei den Glossinen die Haltung der Flügel in der Ruhe; sie sind übereinander geklappt, so daß ein Flügel den anderen deckt (Fig. 464 A).

Das Stechen und Blutsaugen wird durch den harten Stechrüssel bewirkt, welcher beweglich ist und sowohl nach vorn, wie nach unten

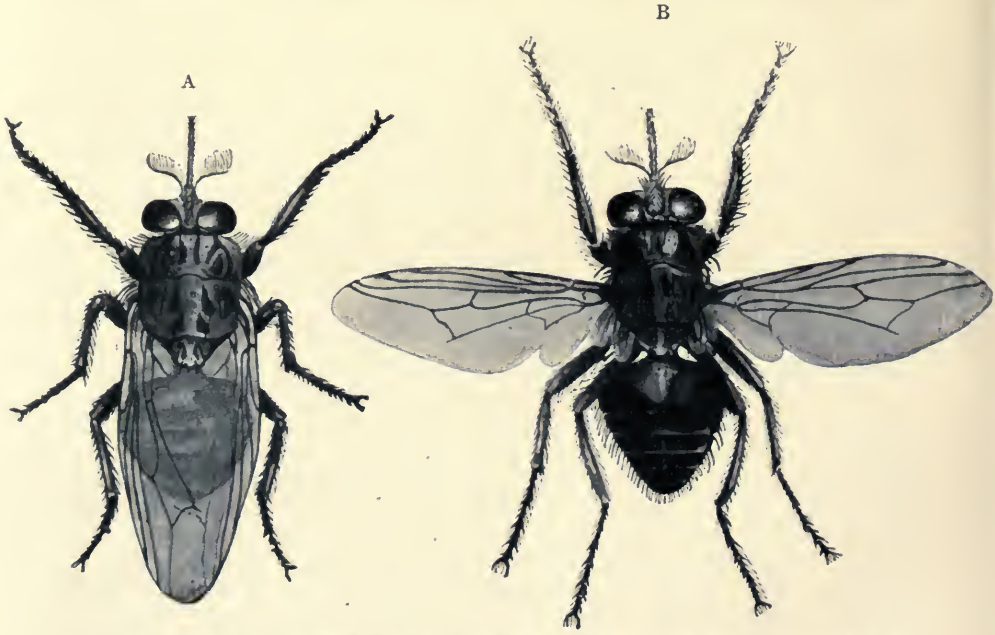



Fig. 464 A u. B. Glossina palpalis L. A sitzend in natürlicher Stellung. B präpariert mit ausgebreiteten Flügeln. (Original nach der Natur.)

gekehrt werden kann. Beim Saugen wendet die Fliege den Stechapparat senkrecht nach unten. Die hungernde Fliege hat einen platten Hinterleib (Fig. 466 A), vollgesogen hängt er kugelförmig nach unten (Fig. 466 B).

Die Tsetsen sind lebendiggebärend, d. h. sie legen ihre Nachkommen in Gestalt einer gelblichen Made, welche bald zu einer unbeweglichen, schwarzbraunen Tönnchenpuppe sich umwandelt.

Beide Geschlechter saugen Blut.

Die Tsetsen sind in Afrika weit verbreitet; und zwar kommen sie nur in dem Gebiete vor, in welchem die Nachttemperaturen selbst in den kältesten Nächten einige Grad über dem Nullpunkt bleiben, d. h. vom Sudan bis Angola und Natal. Außer in Afrika sind Glossinen, nämlich G. tachinoides, bisher nur in der Gegend von Aden gefunden worden.

Vielfach sind sie nur strichweise verbreitet; das hängt von der speziellen Biologie der Arten ab, von denen z. B. Glossina palpalis hauptsächlich an waldigen Ufern und Waldrändern vorkommt. Alle Tsetsen scheinen schattenspendende Gewächse zu ihrer Existenz zu bedürfen. Näheres über die Biologie von Tsetsen findet sich, soweit

Fig. 465 A und B. Glossina morsitans Westw., Tsetse(fliege). A Habitusbild (Original nach der Natur). B Umrisse in nat. Gr. (Nach Blanchard.)

überhaupt Forschungen vorliegen, in den unten im Literaturverzeichnis angeführten Spezialschriften.

Es werden 8—14 Arten von Tsetsen in der Literatur beschrieben, von denen G. palpalis (Fig. 464) als wichtigste Ueberträgerin der Schlafkrankheit, G. morsitans (Fig. 465) als wichtigste Ueberträgerin der Nagana bezeichnet werden. Nach neueren Versuchen

Fig. 466 A und B. Glossina morsitans Westw. sitzend, von der Seite gesehen. A Vor dem Saugen. B Nach dem Saugen. (Nach Austen.)

vermag Glossina palpalis folgende Trypanosomen zu übertragen: T. gambiense, Brucei, dimorphon und vivax. Glossina morsitans soll angeblich nur T. Brucei, jedenfalls nicht T. gambiense übertragen, da in Gegenden, in denen Gl. morsitans massenhaft vorkommt, eingeschleppte Fälle von Schlafkrankheit nicht zur Entstehung einer Epidemie führen. Kleine ist mit seinen Mitarbeitern zur Ueberzeugung gelangt, daß in Afrika jede der bisher bekannten Formen

oder Arten von pathogenen Trypanosomen in jeder der Arten von Glossina unter geeigneten klimatischen Bedingungen sich vermehren und von ihr somit übertragen werden kann. Haben doch Kleine und Taute den einwandfreien Nachweis geführt, daß T. gambiense sich vollkommen normal in der Glossina morsitans entwickeln kann, und daß ebenso G. palpalis das T. Brucei zu übertragen vermag.

Außer den genannten Glossinaarten gibt es in Afrika, dem einzigen Gebiet, in welchem diese gefährliche Gattung vorkommt, noch etwa ein Dutzend ihr zugerechnete, mehr oder minder gut charakterisierte Arten. Von ihnen sind einige von größerer Wichtigkeit, weil sie bei einigen Seuchen des Viehs, eventuell auch bei der Schlafkrankheit, als Ueberträger mit in Betracht kommen. So Glossina fusca, pallidipes, welche eventuell in Ostafrika an der Uebertragung der Schlafkrankheit teilnehmen, Gl. tachinoides (eventuell nur eine Zwergform von palpalis), welche im Tschadgebiet wohl sicher T. gambiense, und an anderen Orten auch T. Cazalboui ohne weiteres überträgt.

Fig. 468.

Fig. 467.

Fig. 467. Conorhinus megistus Burm. Der Ueberträger der brasilianischen Trypanosomose des Menschen. (Schizotrypanum Cruzi.) (Nach Chagas.)
Fig. 468. Piscicola geometra, Fischegel. Vergr. 5. (Orig. n. d. Natur.)

Trypanosomosen werden aber auch durch andere Blutsauger übertragen; wie schon oben bei den einzelnen Arten angegeben, kommen bei Säugetieren in Betracht:

Stomoxys-Arten z. B. bei Mal de Caderas und Souma, eventuell bei Surra,

Tabaniden (Bremsen) bei Surra, El Debab, Mbori etc.,

Hippobosciden (Lausfliegen) z. B. bei Trypanosoma Theileri,

ferner Läuse und Flöhe (vgl. S. 520, die Angaben für das Rattentrypanosoma), eventuell Zecken, vgl. Trypanosoma Christophersi S. 544.

Wanzen, so Conorhinus megistus, welche die brasilianische Trypanosomose des Menschen überträgt.

Bei Vögeln:

Culiciden (z. B. Culex pipiens bei Trypanosoma noctuae).

Bei Kaltblütern:

Zecken (vgl. S. 546 Ixodes testudinis) und vor allem Blutegel, welche die Trypanosomen der Amphibien und der Fische übertragen. Auch die Trypanoplasmen der Fische werden durch Blutegel übertragen. Es sind nach den Forschungen von Brumpt, Léger Keysselitz vor allem Piscicola (P. geometra, Fig. 468) und Hemiclepsis (H. marginata), welche für Süßwasserfische in Betracht kommen (vgl. S. 546); bei Meeresfischen ist Pontobdella (P. muricata) ein wichtiger Ueberträger.

Die große Verschiedenheit der an der Uebertragung beteiligten Tiere in anatomischer und biologischer Beziehung macht es unwahrscheinlich, daß an sie alle die Blutflagellaten ebenso eng angepaßt sind, wie die Hämosporidien an die Culiciden. Zudem hat man experimentell nachgewiesen, daß eine ganze Anzahl weiterer Blutsauger sich an dem Uebertragungsgeschäft gelegentlich beteiligen können (nach den Untersuchungen von Sergent, Minchin, Schuberg, Gonder, Rodenwaldt, Nöller u. a.).

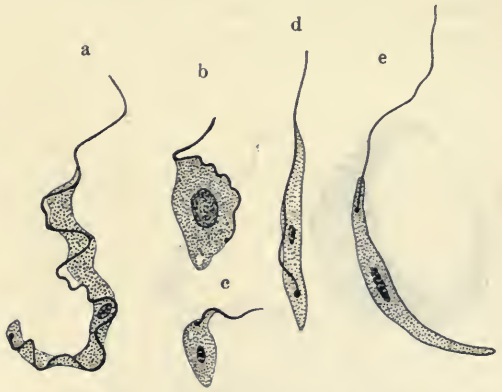



Fig. 469 a—e. Trypanosoma granulosum. Entwicklung der Form aus dem Blut des Aals im Magen (b), Darm (c u. e) und Rüssel (d) des Blutegels Hemiclepsis marginata. Vergr. 1000. (Nach Brumpt.)

Es ist jetzt wohl mit Sicherheit widerlegt, daß die Trypanosomen einen geschlechtlichen Teil ihres Zeugungskreises nach dem Muster der Hämosporidien in einem Blutsauger durchmachen. Während manche Forscher noch an der von Schaudinn entwickelten Theorie festhalten, haben die meisten auf Grund der neueren Forschungen sich dahin entschieden, daß der Zusammenhang mit den Blutsaugern kein so enger ist, wie jene Theorie voraussetzt. Ich habe mich in einem zusammenfassenden Vortrag der letzteren Gruppe von Autoren angeschlossen, indem ich auf Grund der Forschungen von Novy u. a. die Hypothese entwickelte, daß das Blut in den Blutsaugern den Trypanosomen die Möglichkeit bietet, sich an verschiedene Wirte anzupassen. So sind sie jedenfalls in der Gegenwart nicht von einem festgefügten Wirtswechsel abhängig, sondern sie wachsen in der Blutflüssigkeit — wenn sie Gelegenheit haben, sich allmählich an dieselbe anzupassen — wie in einer künstlichen Kultur, und zwar einerlei, ob ihnen dieselbe in vitro, im Darm des Blutsaugers oder im Gefäßsystem eines Wirbeltiers dargeboten wird. Nur nehmen sie im letzteren Fall die Trypanosomenform an, während sie in den beiden erstgenannten Fällen in Herpetomonasgestalt leben.

Letztere Tatsache weist uns auf die Abstammung der Trypanosomen von Herpetomonaden hin. Nach den Untersuchungen von Novy können sogar Herpetomonasarten aus Insekten sich in künstlichen Kulturen in trypanosomenähnliche Organismen umwandeln (Fig. 471), ohne in einen Wirbeltierwirt zu gelangen. Wir dürfen wohl mit einem hohen Grad von Sicherheit die Theorie aufstellen, daß alle blutbewohnenden Trypanosomen der Wirbeltiere und ihre Verwandten von darmbewohnenden Herpetomonas-ähnlichen Parasiten von Wirbellosen, vorwiegend von Insekten, stammen. Ist es doch sogar Laveran und Franchini gelungen, bei Säugetieren durch Injektion von Herpetomonas aus Flöhen künstlich Krankheiten zu erzeugen, welche in mancher Beziehung an die Infektionen mit Leishmania erinnerten.

Wie wahrscheinlich es ist, daß Herpetomonaden aus blutsaugenden Tieren sich im Blut der von ihnen befallenen Wirbeltiere zu pathogenen Organismen entwickeln, dafür gibt uns eine neuere Entdeckung einen interessanten Anhaltspunkt. Vor wenigen Jahren entdeckte man durch die Kulturmethode in allen möglichen Gebieten, auch in solchen mit gemäßigtem Klima, im Blut von Rindern Trypanosomen vom Typus des T. Theileri. Auch in Deutschland wurden diese Organismen bei einem hohen Prozentsatz der Rinder gefunden (vgl. S. 524). Doch fehlten sie bei Stallvieh, wurden nur bei Weidevieh angetroffen, und zwar nur im Hochsommer, während die Häufigkeitskurve im Winter absinkt. In der kalten Hälfte des Jahres verschwinden sie bei uns vollkommen, während sie in der Zeit, in welcher das Vieh den Stichen blutsaugender Insekten (Tabaniden, Hippobosciden) ausgesetzt ist, auftreten. In der Regel gelingt es den so in die Blutbahn gelangenden Parasiten nicht, sich gegen die Schutzkräfte ihres Wirtes zu halten. Nur solange immer neuer Nachschub durch neue Stiche erfolgt und eventuell unterstützt wird durch die höhere Temperatur der Umgebung, kann sich der Parasit in seinem neuen Wirt halten. Sobald die Bedingungen für ihn etwas ungünstiger werden, gewinnt der Wirt die Oberhand und schlägt den Feind aus dem Feld.

Fig. 470 A—D.

Fig. 471 A u. B.

Fig. 470 A—D. Blut- und Kulturformen von Trypanosomen. A Blut-, B Kulturform von T. avium. (Nach Novy.) C Blut-, D Kulturform (Herpetomonasform) von T. paddae Thiroux. (Nach Brumpt.)

Fig. 471 A und B. Herpetomonas culicis Novy. A Aus dem Darm der Schnake. B Annäherung an die Trypanosomenform in der künstlichen Kultur. (Nach Novy.)

In den Tropen liegen vor allem, wenn es sich um nicht akklimatisierte Menschen und Haustiere handelt, die Verhältnisse viel weniger günstig für die Wirte, und so konnten sich dort wohl viel leichter zahlreiche Formen von derartigen Blutparasiten bilden, welche eine große Gefährlichkeit erlangten.

Das Vorkommen von Herpetomonaden in Insektenformen, welche nicht Blut saugen (vgl. S. 512), widerlegt die Theorie, nach welcher angenommen werden könnte, daß alle derartigen Flagellaten primär aus dem Blut von Wirbeltieren kommen und erst sekundär in die Insekten gelangt seien. An dieser Stelle muß allerdings darauf hingewiesen werden, daß vielfach Wirbeltiere, welche nur schwach durch die Trypanosomeninfektion erkranken, als Reservoire dienen können, aus denen die Blutsauger sich immer wieder infizieren. Unter anderem ist neuerdings festgestellt worden, daß Trypanosoma Grayi aus dem Blut der Krokodile in die Tsetsefliegen gelangt. Bei den pathogenen Formen wird in dieser Weise oft ein Herd der Infektion lange Zeit erhalten.

So weiß man schon lange, daß die infizierten, aber nur wenig unter der Infektion leidenden Wildarten Afrikas das Trypanosoma Brucei beherbergen, welches durch die Tsetsen auf das eingeführte Vieh übertragen wird. Bei den Wanderungen des Wildes verschleppt dieses den Keim in andere Gegenden, in denen dann bei den Viehherden scheinbar spontan Seuchen ausbrechen. Es ist nachgewiesen worden, daß die Kamele und Elefanten in dieser Weise als Reservoire für die Surra, Rinder und Antilopen für die Schlafkrankheit, Hunde für die Splenomegalie der Kinder (vgl. S. 507 f.) dienen usw.

Daß die eine Flagellatenform experimentell so leicht und rasch in die andere übergeführt werden kann, legt sogar die Vermutung nahe, daß der Uebergang aus dem Herpetomonaszustand in den eines Trypanosoma sich auch heutzutage noch unter besonders günstigen Bedingungen in der freien Natur vollziehen kann. Unter allen Umständen zeigt sie uns den Weg an, auf dem die Trypanosomen aus Insektenparasiten entstanden sein müssen. Die Anpassung an besondere Wirtsorganismen verursachte die Entstehung von Trypanosomenrassen, welche um so ausgesprochener ihre Charaktere festhalten und zu „Arten“ werden, je längere Zeit hindurch sie die erworbenen Anpassungscharaktere schon vererben. Immerhin scheinen die Grenzen zwischen den pathogenen Arten labil zu sein und sind eventuell bedingt durch die Herkunft und Uebertragungsform, also durch Wirt und Zwischenwirt. Die Erforschung aller dieser Fragen ist von größter Bedeutung für die Parasitologie.

Während wir gegen die Darmparasiten unter den Flagellaten keine spezifischen Heilmittel kennen, sind solche gegen die Blutparasiten wenigstens bis zu einem gewissen Grade erprobt. Arsenik- und Antimonverbindungen, sowie Benzidinfarbstoffe haben sich, den kranken Individuen eingespritzt, als stark wirkende Mittel erwiesen. Im Tierversuch hat sich nach Ehrlich und Shiga Trypanrot als ein Reagens bewährt, welches sehr stark abtötend auf die im Kreislauf befindlichen Trypanosomen wirkt. Durch die Auflösung der Trypanosomenkörper tritt Vermehrung der Immunkörper und eine gewisse Immunität ein. Aehnliche Heilerfolge wie Ehrlich hatten mit Benzidinfarbstoffen vor allen Laveran und Mesnil. Doch waren die bei kleineren Tieren erzielten Resultate nicht ohne weiteres auf große Tiere und den Menschen anzuwenden.

Die größten Erfolge wurden durch Anwendung des von Thomas und Breinl eingeführten Atoxyl erzielt. Mit diesem Mittel gelang es vor allem Koch, bei zahlreichen Schlafkranken eine ausgesprochene Besserung herbeizuführen, und auch bei anderen Trypanosomosen wurden durch Uhlenhuth, Laveran und Mesnil, Breinl u. a. Erfolge mit diesem Mittel erzielt. Ob es gelingt, vollkommene Heilungen durch Atoxylbehandlung zu erreichen, ist noch unsicher. Jedenfalls gelingt es, erhebliche Besserung der Symptome und Verlängerung des Lebens mit dieser und einigen anderen organischen Arsenverbindungen, wie z. B. auch dem von Ehrlich in die Syphilistherapie eingeführten Salvarsan, zu erzielen. Vor allem hat sich als erfolgreich das Abwechseln zwischen verschiedenen Medikamenten, z. B. Arsenophenylglycin oder Atoxyl, Antimontartrat und Benzidinfarbstoffen erwiesen.

An dieser Stelle müssen wir schließlich auch auf den Zellparasitismus bei den Trypanosominen eingehen. Die Leishmania-Arten sind Protozoen, welche vollkommen den Herpetomonasarten und den Trypanosomen in ihrer Organisation entsprechen. Sie kommen bei Tieren und beim Menschen vor und finden sich vor allem in Milz und Leber, doch auch in der Haut. Charakteristisch ist ihr Vorkommen in Zellen, und zwar fast ausschließlich in Phagocyten und phagocytären Organen, in denen sie sich aber gut weiter vermehren, wodurch sie die befallenen Organismen mehr oder weniger intensiv zu schädigen vermögen. Die Angaben über Befunde in roten Blutzellen sind so spärlich, daß man des Eindruckes eines atypischen Vorkommens oder gar eines Kunstproduktes sich bei ihnen nicht erwehren kann.

Der Parasitismus dieser Flagellaten erinnert sehr an das Verhalten der früher besprochenen Zoochlorellen und -xanthellen (vgl. S. 84). Man muß wohl annehmen, daß sie ähnlich den Trypanosomen aus blutsaugenden Insekten (z. B. Wanzen) stammen, durch deren Stich sie von Mensch auf Mensch und eventuell von Haustieren auf den Menschen übertragen werden. Es ist ja sehr bemerkenswert, daß gerade in Wanzen (Raubwanzen und verwandten Formen) eine ganze Reihe von Herpetomonasarten nachgewiesen wurden, aus denen recht gut Formen wie die Leishmanien entstanden sein können. So wurden entsprechende Formen in nicht blutsaugenden Wanzen gefunden, vgl. die Angaben über Herpetomonas Davidi S. 512, sowie die Angaben von Chatton über Herpetomonas in einer Reduviide aus Banyuls. Auch die Uebertragungstätigkeit der Harpactide Conorhinus (vgl. unten S. 550) ist zu erwähnen, vor allem deswegen, weil Donovan indische Arten von Conorhinus als Ueberträger des Kala-Azar verdächtigt.

Die Leishmanien unterscheiden sich aber ganz wesentlich von den meisten Trypanosomen dadurch, daß sie sich nicht im kreisenden Blut vermehren, sondern von den Phagocyten aus demselben weggefangen werden. In den Phagocyten gehen sie aber nicht zugrunde und werden nicht verdaut, wie das wiederholt bei Trypanosomen beobachtet worden ist, sondern sie vermehren sich, verbreiten sich über benachbarte Zellen und parasitieren in umgrenzten Körperregionen, vorwiegend in bestimmten Organen.

In den Zellen treten sie in einer Form auf, welche sie kaum als Flagellaten erkennen läßt. Aehnlich wie bei Leptomonaden und Trypanosomen im Stadium der sog. Ruhe- oder Dauerstadien zeigen sie keine freie Geißel, wohl aber in ihrem ovalen Körper deutlich Kern

und Blepharoplast. In künstlich angelegten Kulturen und im Darm von Blutsaugern entwickeln sie sofort aus dem Blepharoplast wieder eine freie Geißel und werden zu frei beweglichen Flagellaten. Da auch Herpetomonaden und Trypanosomen im abgekugelten, geißellosen Dauerzustand sich vermehren, so kann man wohl ohne weiteres die Leishmanien als an den Zellparasitismus angepaßte Herpetomonaden bezeichnen, wie die Trypanosomen solche darstellen, welche an den Blutparasitismus angepaßt sind.

Die Leishmaniosen kommen beim Menschen und einigen Tieren vor. Man unterscheidet beim Menschen:

1) Kala-Azar oder tropische Splenomegalie, eine schwere, meist tödliche, meist von enormer Milzvergrößerung begleitete Krankheit, welche im tropischen Asien und im angrenzenden Teil von Afrika verbreitet ist.

2) Die Orientbeule, eine lokale Affektion der Haut, welche meist nach kurzer Zeit heilt und in großen Teilen von Asien und Afrika vorkommt.

3) Die Splenomegalie der Kinder, welche wahrscheinlich von den Haushunden, bei denen der Erreger eine leichtere Erkrankung hervorruft, auf den Menschen übertragen wird. Die Krankheit ähnelt sehr dem Kala-Azar, befällt aber in ihrem typischen Verbreitungsgebiet, den Mittelmeerländern: Algier, Tunis, Malta, Sizilien, Süditalien, Griechenland, Portugal, nur die Kinder, bei denen sie meist tödlich verläuft. Detailliertere Angaben über die Leishmanien und die ihnen ähnelnden Parasiten des Menschen und der Tiere finden sich unten S. 552 ff.

Die Leishmanien mit ihrem eigenartigen Zellparasitismus haben manche Theoretiker veranlaßt, sie als Uebergangsformen von Blutflagellaten zu Blutkörperchenparasiten, wie den Hämosporidien und Babesien, zu betrachten.

Andere Zwischenstufen sollen Schizotrypanum und Endotrypanum darstellen. Es sind dies beides Formen (vgl. S. 548 u. 552), welche viele Merkmale der Trypanosomenorganisation bewahrt haben, obwohl sie in Gewebezellen und roten Blutkörperchen parasitieren. Von Endotrypanum ist nur ein Stadium beschrieben worden, von Schizotrypanum existieren ausführliche Angaben über die Lebensgeschichte. Danach handelt es sich um ein typisches Trypanosoma, welches aber keine freien Teilungen durchmacht, wie die Arten der Gattung Trypanosoma, sondern sich intracellulär durch multiple oder vielmehr rasch aufeinander folgende Teilungen fortpflanzt (vgl. S. 549). Das Eindringen in die Gewebezellen muß bei dieser Art wohl aktiv erfolgen; darauf weist die weite Verbreitung in den verschiedensten Geweben des Körpers hin (vgl. S. 550 u. 551, sowie Fig. 528 und 529).

### 1. Unterfamilie: **Trypanosominae** Doflein.

### Gattung: **Herpetomonas** Kent em.

Ich rechne jetzt zu dieser Gattung alle Formen, welche bisher auf die Gattungen Herpetomonas, Leptomonas und Crithidia verteilt wurden.

Es sind eingeißelige Tiere, deren Blepharoplast ganz vorn im Körper zu liegen pflegt. Die Pellicula kann schwächer oder stärker

ausgebildet sein, dementsprechend ist der Körper mehr oder weniger metabolisch. Frisch aus der Teilung hervorgegangene Individuen pflegen formveränderlicher zu sein als die erwachsenen Individuen, welche oft auffallend starr sind. Eine Art Achsenstab, aus dem Verbindungsstrang des sich teilenden Blepharoplasts hervorgehend, ist in einigen Fällen beschrieben worden (vgl. Fig. 483).

Die Tiere ernähren sich saprosmisch und leben vor allem im Darmsaft von Insekten und Würmern, auch in Pflanzensäften. Einige

Fig. 472 a—c.

Fig. 472 a—c. Herpetomonas muscae domesticae Burnett. a Innere Organisation eines in der Vorbereitung zur Teilung begriffenen Individuums. b Teilung. c Teilung des Blepharoplasts. (Nach Prowazek.)

Fig. 473 a—f.

Fig. 473 a—f. Herpetomonas rubro-striatae (Chatt. u. Lég.). a und b Verschiedene Stufen der Annahme der Trypanosomenform. c Gregarinenförmige Individuen an der Darmwand, Cystenbildung. d Fertige Cyste. e Cyste von Herpetomonas sp. f Cyste von H. drosophilae Ch. u. Lég. (Nach Chatton u. Léger.)

wenige Angaben deuten auf die Möglichkeit der Aufnahme geformter Nahrung (Bakterien) am Vorderende hin. Sichere Beobachtungen liegen noch nicht vor.

Geißel, Blepharoplast und Kernbau gleichen vollkommen denjenigen der Trypanosomen, von denen sie nur aus praktischen Gründen getrennt werden.

Gelegentlich können sie Trypanosomen sehr ähnlich werden, indem ihr Blepharoplast und der Ansatz des Achsenfadens der Geißel im Körper etwas weiter nach hinten rückt. Dann bildet sich am Vorderende ein Anfang einer undulierenden Membran. Sie können auch vollkommen wie Trypanosomen aussehen. Wie Trypanosomen können sie sich abkugeln und zeitweise die Geißel verlieren. In diesem Zustand

oder auch geißellos an einer Unterlage haftend, können sie sich durch Teilung vermehren (Fig. 473). Solche Zustände, an den Darmwänden

Fig. 474 a—l. Herpetomonas gerridis (Patton). Stadien aus dem Darm von Gerris fossarum Fabr. a Ruhestadium. b Umwandlung eines solchen in bewegliches Flagellat. c—g Typische Herpetomonaden, d u. e mit beginnender Geißelteilung. g Dicker, h sehr schlanker Typus. i und k Rückbildung der Geißel und Entstehung der Ruheform. Vergr. 900. (Nach Patton.)

ihrer Wirte haftend, wurden als „Gregarinenformen" der Herpetomonaden beschrieben und ihnen von den Autoren mancherlei unklare Bedeutung zugeschrieben (Fig. 473, 474).

Fig. 475 a und b.

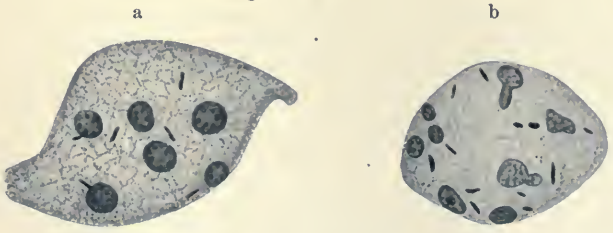



Fig. 475 a und b. Multiple Vermehrungsstadien von Herpetomonas hyalommae O'Farrell. a Aus der Leibeshöhle. b Aus infizierten Eiern von Hyalomma. Vergr. ca. 1900. (Nach O'Farrell.)

Fig. 476.

Fig. 476. Herpetomonas hyalommae O'Farrell. Vergr. 1900. (Nach O'Farrell.)

Bildung von Schleimcysten ist bei einigen Arten beschrieben worden. Die Angaben über geschlechtliche Vorgänge und Fortpflanzung von Gameten sind unbestätigt und müssen wohl angezweifelt werden. Ebenso unbewiesen sind die Angaben über Uebertragung durch Infektion der Ovarialeier. Immerhin sind in Ovarialeiern von Arthropoden schon Stadien von Herpetomonas gefunden worden (Fig. 475 b).

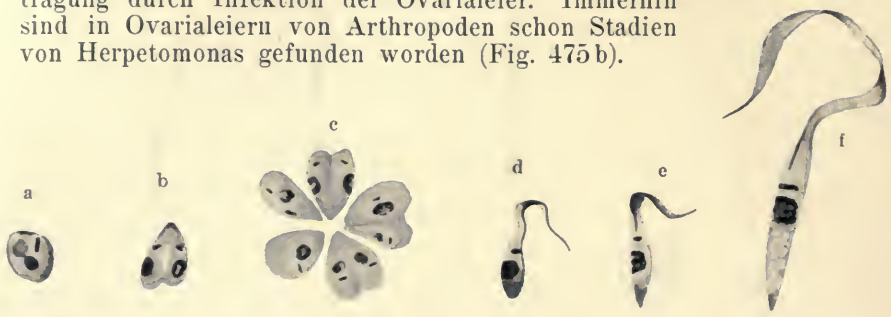



Fig. 477 a—f. Stadien von Herpetomonas melophagia (Flu). a Geißelloses Stadium. b Ein solches in Teilung. c Rosettenbildung von solchem. d—f Entwicklung vollkommener Herpetomonaden aus Ruhestadien. Vergr. ca. 1500. (Nach Porter.)

Manche Autoren unterscheiden die im Anfangsdarm der befallenen Insekten vorkommenden abgekugelten Stadien als Vorflagellatenstadium von den vorwiegend im Mitteldarm gefundenen Flagellatenstadien und

Fig. 478.

Fig. 479 a u. b.

Fig. 480 A—C.

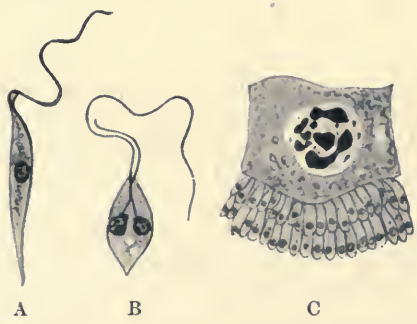



Fig. 481.

Fig. 478. Dickhüllige Cyste von Herpetomonas calliphorae. (Nach Swellengrebel.)

Fig. 479 a u. b. Zwei Stadien der Dauercystenbildung von Herpetomonas pediculi Fanth. Vergr. 1400. (Nach Fantham.)

Fig. 480 A—C. Leptomonas subulata Lég. A Freibewegliche Form. B Teilungsstadium. C Zahlreiche „gregarinenähnliche" Formen an einer Darmepithelzelle von Haemotopota italica Meig. angeheftet. (Nach Léger.) A und B Vergr. 1500, C Vergr. 1000

Fig. 481. Leptomonas gracilis Lég. (Nach Léger.)

den im Enddarm zur Cystenbildung überleitenden Nachflagellatenstadien. Doch ist nicht nachgewiesen, daß erstere aus den Infektionscysten vor dem flagellaten Stadium entstehen, eher ist anzunehmen, daß die abgekugelten, nackten, Leishmania-ähnlichen Stadien wiederholt aus Flagellaten hervorgehen können und umgekehrt, je nach den inneren und äußeren Bedingungen. Bemerkenswert ist die Teilungsfähigkeit, welche abgekugelte (Gregarinenformen, Leishmaniastadien,

Präflagellaten, Postflagellaten) Stadien wie die freien Flagellatenstadien auszeichnet. Die im Enddarm gefundenen Schleimcysten (Fig. 473 d—f, 478, 482 d) oder Dauercysten können sowohl aus Flagellatenstadien direkt hervorgehen als auch aus abgekugelten Individuen. Im ersteren Fall machen sie vor der Hüllbildung das abgekugelte Stadium durch (Fig. 482). Ob die Cysten Austrocknung vertragen können, ist nicht nachgewiesen; in einigen Fällen ist Uebertragung in den feuchten Faeces der Wirte beobachtet worden, was wohl die typische Infektionsweise sein dürfte.

Sehr zahlreiche Arten der Gattung sind beschrieben worden; es ist sehr unwahrscheinlich, daß sie alle zu Recht bestehen. Aus fast jedem untersuchten Insekt werden neue Arten beschrieben, welche durch kaum feststellbare Unterschiede voneinander abweichen sollen.

Herpetomonas muscae domesticae (Barnett), die typische Art der Gattung, 30—50 μ lang, ist wurmförmig, sehr metabolisch,

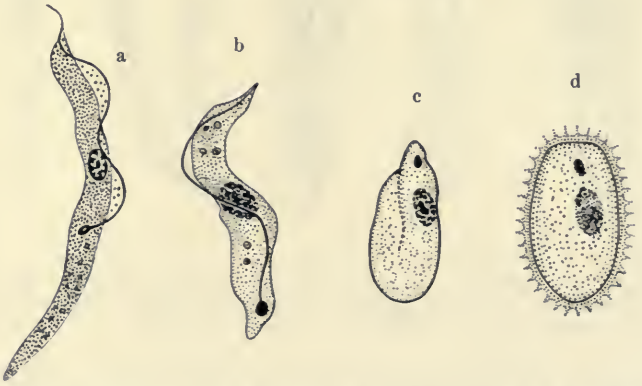



Fig. 482 a—d. Herpetomonas drosophilae (Ch. u. L.). a—d Uebergang (c) von freien Individuen (a u. b) zur Dauercyste (d). In a u. b verschiedene Lage des Blepharoplasts. (Nach Chatton und Léger.)

an beiden Enden zugespitzt, 10—20mal so lang als breit. Geißel am Vorderende so lang oder etwas länger als der Körper. Vermehrung durch Längsteilung, wobei offenbar die Teilung der Geißel sehr früh beginnt; das hat zu der Angabe Veranlassung gegeben, die Geißel habe zwei Achsenfäden, worauf allerhand Phantasien aufgebaut wurden (Fig. 472).

Junge Tiere sehr beweglich und metabolisch, alte starr.

Schmarotzt im Darm der Stubenfliege (Musca domestica L.) und anderer Fliegen; manche Formen sind als besondere Arten beschrieben worden (H. sarcophagae Brow., H. calliphorae Fig. 478) u. a.

Herpetomonas subulata (Léger) in Tabaniden, H. algeriense Sergent in Schnaken aus den Gattungen Culex und Stegomyia, ebenso H. culicis Novy, Mc Neal und Torrey. H. minuta Léger in Tabanusarten (Fig. 484). H. campanulata Léger (Fig. 485) im Darm der Larven von Chironomus plumosus.

In vielen blutsaugenden Fliegen und Mücken, Flöhen und Wanzen wurden weitere Formen gefunden und als besondere Arten beschrieben. Sie sind von Interesse wegen ihrer etwaigen Beziehungen zu Trypanosomen, welche ja in künstlicher Kultur leicht sich in Herpetomonas

vollkommen gleichende Formen umwandeln. Auch Herpetomonasarten lassen sich in künstlichen Kulturen züchten.

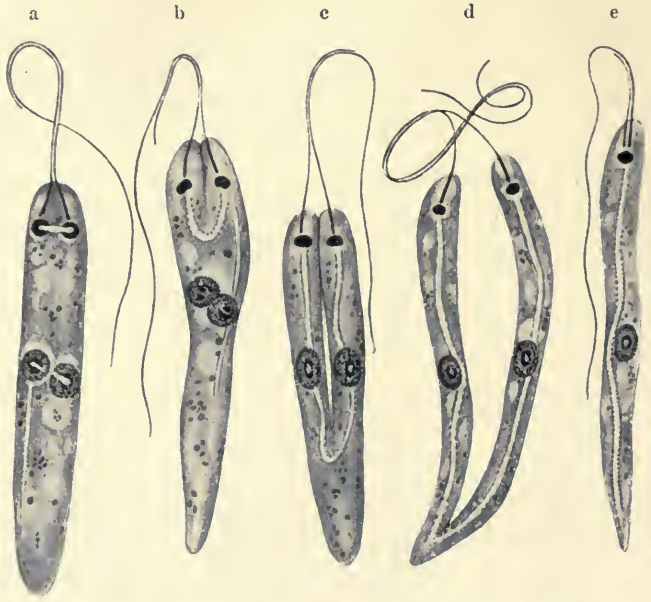



Fig. 483 a—e. Herpetomonas drosophilae Ch. u. L. Stadien der Längsteilung. a u. b. Teilung von Kern und Blepharoplast. c u. d Längsteilung des Plasmakörpers. e Fertiges Teilprodukt mit beginnender Neuspaltung der Geißel. Aehsenstab entstanden aus der Blepharoplastdesmose. (Nach Chatton und Léger.)

Herpetomonasarten kommen auch in nicht-blutsaugenden Insekten vor, so H. drosophilae Ch. u. L. (Fig. 482 u. 483) und H. Mes-

Fig. 484.

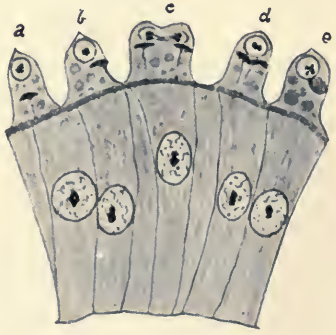



Fig. 485.

Fig. 484. Herpetomonas minuta Lég. Verschiedene Formen. *a*, *a'* Gregarinenähnliche Stadien. *b* Freibewegliches Stadium. Vergr. 1800. (Nach Léger.)

Fig. 485. Herpetomonas campanulata Lég. Gregarinenähnliche Stadien, am Darmepithel einer Larve von Chironomus plumosus L. angeheftet. *a* Kern, Blepharoplast und Geißel deutlich zu sehen. *b* Blepharoplast, seitlich. *c* Teilung. *d* Früheres Stadium der Teilung. *e* Vorbereitung der Teilung am Blepharoplasten. (Nach Léger.)

nili Roub. Ja es gibt eine Form, welche in dem Milchsaft von Pflanzen (Euphorbiaceen) lebt. Sie ist als Herpetomonas Davidi

(Lafr.) benannt worden, ist 10,5—16,5 μ lang und soll von einer Pflanze auf die andere durch Blattwanzen übertragen werden. Sie kommt in den Tropen und Subtropen, auch im Mittelmeergebiet vor und soll krankhafte Vorgänge an den Pflanzen verursachen.

## Gattung: **Trypanosoma** Gruby.

### A. Das Froschtrypanosoma als Typus der Gattung.

#### 1. Trypanosoma rotatorium (Mayer).

1843 Tr. sanguinis Gruby. In: Compt. Rend. Acad. Scienc. Vol. 17. Paris. (Nov.)
1843 Amoeba rotatoria Mayer, Aug. Fr. Jos. K. Spicilegium observationum anat. de organo electrico et de haematozois. Bonn. (Juli.)
1844 Trypanosoma sanguinis Gruby. In: Ann. Sci. Nat. Sér. III. Vol. 1. p. 105. T. I. Fig. 1—7.
1870 Monas rotatorium Lieberkühn, Ueber Bewegungserscheinungen der Zellen. Marburg und Leipzig.
1871 Undulina ranarum Ray Lankester. In: Qu. Journ. Micr. Sci. N. S. Vol. 44.
1872 Paramecioides costatus Grassi. In: Arch. Ital. Biol. Vol. 3.
1889 Danilewsky, B., Parasitologie comparée du sang. Charkow.
1906 França et Athias, Recherches sur les Trypanosomes des Amphibiens. In: Arch. Inst. Camara Pestana. Vol. 1.
1910 Doflein, Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. VI. Experimentelle Studien über die Trypanosomen des Frosches. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 19. p. 207.

Schon vor den genannten Autoren hatte man dieses Trypanosoma gesehen; so schildert es Gluge 1842 in einer Weise, welche es ziemlich gut erkennen läßt. Später wurde es von vielen Beobachtern gesehen und ziemlich eingehend beschrieben, so von Wedl (1849), Lieberkühn (1854), Siebold u. a., und neuerdings ist es von einer ganzen Anzahl von Forschern untersucht worden (Laveran und Mesnil, Bouet, França und Athias, Dutton und Todd u. a.).

Fig. 486. Trypanosoma rotatorium (Mayer). (Nach Lankester aus Blanchard.)

Wir behandeln die Art an erster Stelle, da sie zum Typus der Gattung geworden ist.

T. rotatorium hat einen breiteren Körper und eine breitere undulierende Membran, als die meisten sonstigen Trypanosomaarten. Es besitzt ein granuliertes Protoplasma und einen ziemlich großen deutlichen Kern (Fig. 487—489). Sehr deutlich ist eine Längsstreifung erkennbar, welche auf das Vorhandensein von Myonemen zurückgeführt wird, was aber nicht zuzutreffen scheint, sondern wohl auf einer Struktur der Pellicula beruht. Der Blepharoplast liegt hinter oder neben dem Kern.

Während das eine Ende eine ziemlich breite Form hat, läuft das andere bei den häufigsten Stadien (Fig. 487) in eine sehr kurze Geißel aus. Es kommen sehr verschiedene Formen vor, deren Bedeutung nicht feststeht, jedenfalls finden sich im selben Frosch sehr verschieden gestaltete Individuen. Das Tier verändert ferner unter den künstlichen Bedingungen, denen es beim Mikroskopieren ausgesetzt ist, seine Form sehr erheblich, so daß es schwer zu sagen ist, welche von den beobachteten Gestalten der normalen Form entspricht. So findet man

längliche und abgerundete, gerillte und glatte, kurz- und relativ langgeißelige Individuen. Die Form ist offenbar stark durch die Ausbildung der Pellicula beeinflußt.

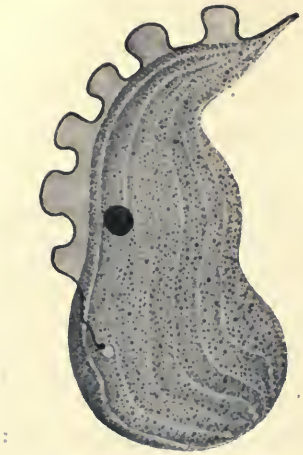


Fig. 487.

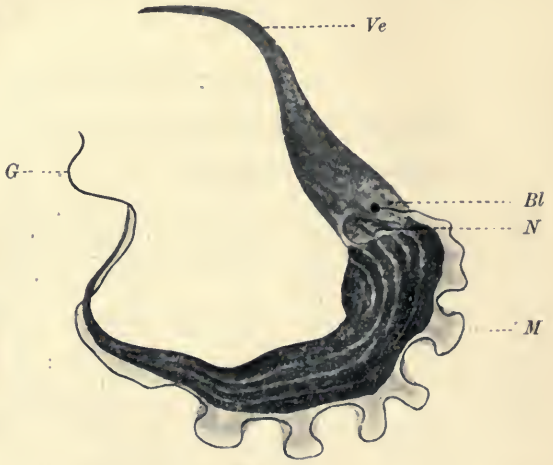



Fig. 488.

Fig. 487. Trypanosoma rotatorium (Mayer). (Nach Doflein.)
Fig. 488. Trypanosoma mega Dutton und Todd. *Ve* Spitzes Hinterende. *Bl* Blepharoplast. *N* Kern. *M* Undulierende Membran. *G* Geißel. Die Myoneme treten als helle Streifen hervor. (Nach Dutton und Todd.)

Fig. 489.

Fig. 490.

Fig. 491.

Fig. 489. Trypanosoma rotatorium Gr. Lange, schlanke Form aus dem Froschblut. (Nach Machado.)

Fig. 490. Trypanosoma rotatorium G. Teilungsrosette bei der Umwandlung der großen Blutform in das kleine Kulturtrypanosoma. (Nach Doflein.)

Fig. 491. Trypanosoma rotatorium Mayer. Herpetomonas-ähnliche Form aus künstlicher Kultur. (Nach Bouet.)

Danilewsky glaubte den verschiedenen Formen und den verschiedenen Altersstadien den Wert von Varietäten, Arten und Gat-

tungen zuerkennen zu dürfen. Seine Darstellungen lassen schwer erkennen, ob er tatsächlich, wie er schreibt, Längsteilung, Querteilung und Segmentation wahrgenommen hat. Wahrscheinlich hat er Aehnliches gesehen, wie es für T. Lewisi beschrieben und wie es unten nach Dutton, Todd und Tobey angegeben wird.

Die Länge des Tiers beträgt 40—80 μ, seine Breite 5—40 μ, der Geißelfortsatz ist 10—12 μ lang. Bei seinen rotierenden Bewegungen vermag es etwa 4 Umdrehungen in der Sekunde zu vollbringen, so daß vor allem unter dem Mikroskop der Eindruck eines sehr raschen Wirbelns entsteht.

Die Art kommt sehr regelmäßig in Rana esculenta, seltener in R. temporaria und Hyla arborea vor. Sie ist in Europa

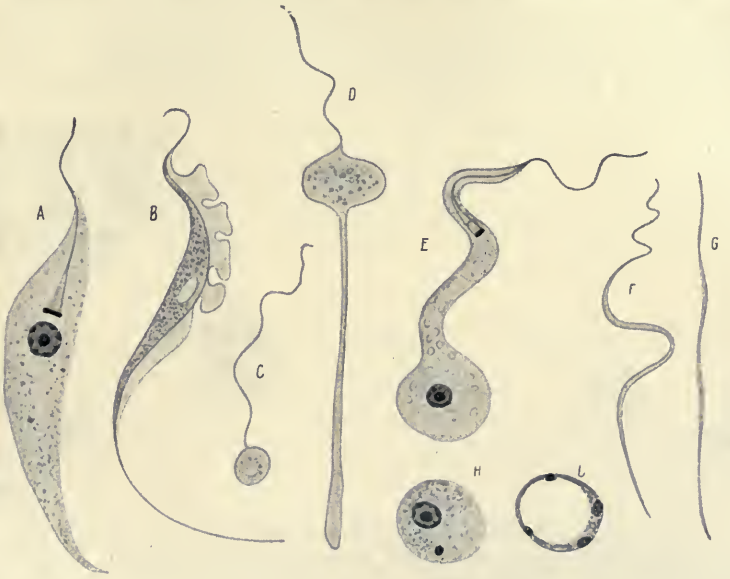



Fig. 492. Trypanosoma rotatorium Gr. Die versehiedenen Formen, welche in den künstliehen Kulturen auftreten. A Crithidiaform. B Trypanosomaform. C Kugelform. D und E Keulenform. F und G Spiroehätenformen. H Ruheform ohne Vakuole. J Ruheform (zweikernig) mit Vakuole. (Naeh Doflein.)

weit verbreitet. Auch sonst auf der Erde kommt sie vielfach vor, auch in den Tropen. Sie ist in Rana limnocharis, R. tigrina, Leptodactylus ocellatus (Brasilien), Bufo viridis gefunden worden und ist jedenfalls bei den zahlreichen Anurenformen der Tropen und Subtropen als Parasit weit verbreitet.

Die Uebertragungsweise in freier Natur ist noch nicht mit aller Sicherheit festgestellt, doch scheint aus den Untersuchungen von Nöller hervorzugehen, daß verschiedene Arten von Blutegeln in Betracht kommen, vor allem Hemiclepsis marginata O. F. Müller. Die Infektion geht offenbar in freier Natur während des Kaulquappenstadiums der Anuren vor sich. Im Magen des Blutegels entstehen durch multiple Teilung aus den Trypanosomen Herpetomonasstadien, die nach einiger Zeit wieder Trypanosomenform annehmen, in die Rüsselscheide einwandern und von da bei neuem Saugen in die

Blutbahn der Kaulquappen gespritzt werden. Dort leben sie zunächst als kleine, schlanke Trypanosomen, werden während des Heranwachsens der Kaulquappen spärlicher und erreichen die oben beschriebenen Größen und Formen.

Es ist gelungen, Trypanosoma rotatorium in künstlichen Kulturen zu züchten (Lewis und Williams, Bouet, Doflein), und zwar gab das Kulturmedium von Novy und Mac Neal gute Ergebnisse.

Neuerdings hat Nöller mit Blutbouillon noch bessere Resultate erzielt. In den Kulturen entstehen aus den großen Trypanosomen des Froschbluts ähnliche Entwicklungsstadien wie im Blutegel. Durch fortgesetzte Zweiteilung entstehen, oft in Rosettenform angeordnet (Fig. 490), Haufen kleiner Herpetomonas-ähnlicher Nachkommen (32 und mehr). Diese können in der Kultur die verschiedensten Formen und Größen erreichen; bald sind sie spirochätenähnlich dünn; bald schlank, bald plump, dick und breit; sie können vollkommen einer

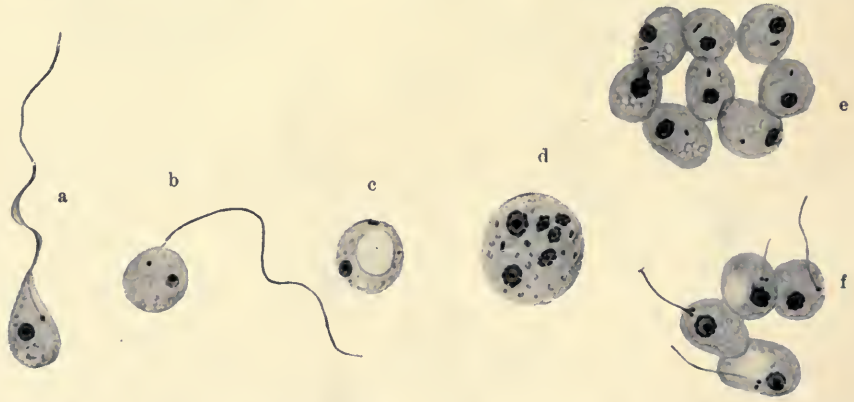



Fig. 493 a—f. Trypanosoma rotatorium Gr. Kulturformen. a—c Rückbildung der Geißel und Entstehung der Ruheform. c Ruheform mit Vakuole. d Ruheform mit mehreren Kernen und Blepharoplasten. e Haufen von kugelförmigen Individuen. f Geißelentstehung bei solchen. Vergr. ca. 1000. (Nach Ogawa.)

Herpetomonas gleichen und können eine undulierende Membran nach Art der typischen Trypanosomen entwickeln (Fig. 492). Dabei kann ihr Blepharoplast eine ganz verschiedene Lagerung im Körper haben. In der Größe kommen alle Uebergänge von wenigen Mikromillimetern Länge bis zu Größen von 40 und 50 μ vor. Ja, es entstehen auch ganz kleine abgekugelte Formen mit oder ohne Geißel, welche in bewegungslosem Zustand sich zu vermehren vermögen und den Dauer- oder Latenzstadien entsprechen. Aus diesen Stadien können normale Trypanosomen sich wieder entwickeln (Fig. 493).

Die Kulturformen können Kaulquappen und unter Umständen auch erwachsene Frösche infizieren, wenn sie ihnen ins Blut injiziert werden.

Die großen Formen im Blut der Frösche sind als durch die Einflüsse des Mediums abgeänderte, in der Fortpflanzung behinderte Zustände aufzufassen.

Die zahlreichen Uebergangsformen, welche man zwischen diesen Typen und zwischen ihnen und den Entwicklungsstadien festgestellt

hat, machen es so gut wie sicher, daß vorwiegend nur eine große Trypanosomenform in den Anuren vorkommt, welche als T. rotatorium Mayer bezeichnet wird. Zu ihr gehören wohl auch die Riesenformen, welche unter dem Namen T. mega aus den Tropen beschrieben wurden.

Daneben kennt man einige konstant kleine Formen aus Anuren, welche man für besondere Arten hält. So wurden in Algier, Tunis, Portugal, Frankreich ziemlich kleine Trypanosomen bei Rana esculenta nachgewiesen. Sergent hat eine T. Lewisi ähnliche schlanke Form von 25—30 μ Länge und 3 μ Breite mit dem Namen T. inopinatum Serg. benannt. Aus einem Anuren aus Transvaal hat Laveran eine Form von ähnlichen Dimensionen, aber mit Anhäufung färbbarer Granulationen im vorderen Körperdrittel unter dem Namen T. nelspruitense beschrieben.

Auch bei urodelen Amphibien sind Trypanosomen bekannt geworden, so T. diemectyli Tobes aus dem nordamerikanischen Molch Diemectylus viridescens und T. tritonis Ogawa aus dem japanischen Molch Molge (Triton) pyrrhogastra. Letztere ist eine schlanke Form mit breiter undulierender Membran. Sie läßt sich leicht in künstlicher Kultur züchten, in welcher alle Zwischenstadien zwischen Herpetomonas- und Trypanosomaformen entstehen. Auch bei diesem Trypanosom kommt es in den Kulturen zur Bildung von abgekugelten, geißellosen Leishmaniastadien, die sich durch Zweiteilung oder multipel vermehren.

## B. Nichtpathogene Trypanosomen aus kleinen Säugetieren.

### 2. Trypanosoma Lewisi (Kent).


1882 Herpetomonas Lewisi Kent, Manual of Infusoria. p. 245.
1889 Trypanosoma Lewisi Danilewsky, Parasitologie comparée du sang. Charkow.
1891 Trypanosoma Lewisi Labbé, Bull. Soc. Zool. France. Vol. 16. p. 229.
1886 Trichomonas Lewisi Crookshank, Journ. Roy. Microsc. Soc. Ser. II. Vol. 6 (2). p. 913.
1887 Haematomonas Lewisi Mitrophanow, Biol. Centralbl. Vol. 3.
1899 Rabinowitsch u. Kempner, Beitrag zur Kenntnis der Blutparasiten, speziell der Rattentrypanosomen. In: Zeitschr. f. Hyg. u. Infektkr. Vol. 30. p. 251.
1900 v. Wasielewski u. Senn, Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten des Rattenbluts. Ibid. Vol. 33. p. 444.
1901 Trypanosoma Lewisi Doflein, Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. 1. Aufl. p. 60.
1901 Laveran u. Mesnil, Recherches morphol. et expériment. sur le Trypanosome des rats (Tr. Lewisi Kent). In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 15.
1905 v. Prowazek, S., Studien über Säugetiertrypanosomen I. In: Arb. Kais. Ges.-Amt. Vol. 22. p. 1.
1908 Salvin-Moore and Breinl, The life-history of Trypanosoma Lewisi. In: Ann. trop. Med. Parasitol. Vol. 1. p. 441.
1909 Minchin, The structure of Tryp. Lew. in relation to microscopical technique. In: Quart. Journ. micr. Sci. Vol. 53. p. 755.
1909 Baldrey, Versuche und Beobachtungen über die Entwicklung von Tryp. Lew. in der Rattenlaus Haematopinus spinulosus. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 15. p. 326.
1910 Minchin und Thomson, The transmission of Tr. Lewisi by the ratflea. In: Proc. Roy. Society. No. B 555. März 1910. p. 273.


Schon von Gros 1845, Chaussat 1850 und anderen waren im Blut der Waldmäuse, Hamster und Ratten merkwürdige Parasiten gefunden worden, welche lange Zeit den Gegenstand von Kontroversen bildeten. Während die einen sie für Amöben, Flagellaten usw. er-

klärten, gab es andere, welche in ihnen keine selbständigen Organismen erkennen wollten, sondern sie für Spermatozoen, oder gar, wie Siebold, für Flimmerläppchen hielten, welche sich irgendwo von den Wandungen der Blut- oder Lymphgefäßsysteme losgerissen haben sollten. Chaussat hatte jedenfalls das echte Rattentrypanosom vor sich.

Nach längerer Pause erwachte das Interesse für diesen Organismus wieder, und eine Reihe von Notizen beschäftigte sich mit ihm, ohne die älteren Arbeiten zu erwähnen oder zu kennen. Lewis (1879), Wittich (1881), Robert Koch (1881), Crookshank (1887) veröffentlichten mehrere Mitteilungen über das Trypanosoma Lewisi, welchem Kent 1882 seinen Namen gab; doch stellte er es zur Gattung Herpetomonas, ein Standpunkt, auf den wir ja jetzt theoretisch wenigstens zurückgekehrt sind. Mehr gelegentlich beschäftigten sich Labbé, Danilewski, Mitrophanow mit der Art, während sämtliche Untersuchungen der Surrakrankheit ebenfalls auf sie Bezug nahmen. Das Interesse wurde durch die Untersuchungen der Surra- und der Tsetsefliegenseuchen wachgehalten, und in

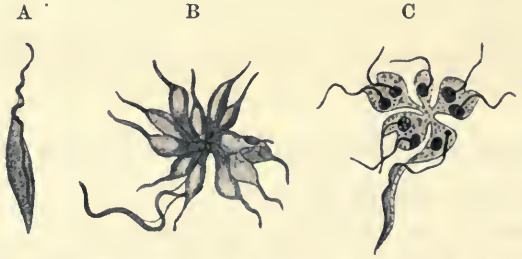



Fig. 494 A—C. Trypanosoma Lewisi Kent. A und B Einfaches Tier und Teilungsrosette nach dem Leben. C Letztere nach Präparat. (Nach Senn und v. Wasielewski.)

neuester Zeit haben die Beobachtungen von Koch, Rouget u. a., besonders aber die wichtigen Arbeiten von Kempner und Rabinowitsch, von Senn und v. Wasielewski, welche die Vermehrungsweise bekannt machten, schließlich von Prowazek sowie von Laveran und Mesnil und zuletzt von Minchin, v. Schuckmann und Kühn, Nöller und vielen anderen, unsere Kenntnisse bedeutend erweitert. Novy und McNeal haben die künstliche Kultur auf Nährboden als erste durchgeführt und damit einen wichtigen Fortschritt im Studium der Blutparasiten angebahnt.

Das Rattentrypanosoma ist lanzettförmig gestaltet, das Hinterende läuft in einen spitzen, schnabelförmigen Fortsatz aus (Fig. 494 A); es zeigt ein sehr feinkörniges Entoplasma, um welches sich eine dünne, hyaline, aber deutlich erkennbare ektoplasmatische Pellicula legt. Aus der letzteren entspringen Geißel und undulierende Membran. Erstere ist ungefähr so lang wie der Zellleib selbst; sie entspringt am Hinterende des Tieres am Blepharoplasten, setzt sich als Verdickung des Randes der undulierenden Membran nach vorn fort, um erst am Vorderende des Tieres frei zu werden und als Geißel in das umgebende Medium hinauszuragen. Die undulierende Membran ist schmal und im konservierten Präparat nicht so stark gewellt, wie bei den patho-

genen Formen des Typus von T. Brucei. Der Blepharoplast erscheint entweder rund oder länglich stabförmig, was vielleicht darauf zurückzuführen ist, daß er scheibenförmig und bald von der Seite bald von der Fläche sichtbar ist.

Im vorderen Teile des Tieres liegt der ziemlich große Kern; er enthält ein deutliches Karyosom und peripheres „Chromatin“ von relativ dichter Beschaffenheit. Die Länge des Trypanosoma Lewisi schwankt zwischen 7 und 30 μ (meist ca. 15 μ ohne Geißel), die Breite zwischen $1^1/_2$ und 3 μ.

Fig. 495 A und B. Trypanosoma Lewisi. A Exemplar mit länglichem (von der Seite gesehenem) Blepharoplast. B Exemplar mit rundem (von der Fläche gesehenem) Blepharoplast. Vergr. 2500. (Nach Minchin.)

Die Vermehrung haben Kempner und Rabinowitsch, sowie Senn und v. Wasielewski ziemlich eingehend untersucht. Ihre Ergebnisse sind in der Hauptsache von den zahlreichen Nachuntersuchern bestätigt worden. Außer der typischen Längszweiteilung findet multiple Teilung unter Rosettenbildung statt (s. Fig. 494 B und C und Fig. 459 B, S. 482). Bei letzterer entstehen bis zu 16 junge Individuen, welche nach der Loslösung sich von den alten dadurch unterscheiden, daß bei ihnen der Blepharoplast vor dem Kern, zwischen ihm und dem Geißelende liegt und später nach hinten wandert. Die

Fig. 496.

Fig. 497 a und b.

Fig. 496. Trypanosoma Lewisi (Kent). Inäquale Teilung (Knospung) im Blut der Ratte. (Nach Laveran und Mesnil.)

Fig. 497 a und b. Trypanosoma Lewisi (Kent.). a Normales Individuum. b Multiple Teilung mit 4 Kernen, 4 Blepharoplasten und 8 Geißeln. Vergr. 2000. (Nach Kühn und v. Schuckmann.)

Zweiteilung erfolgt auch oft in allen möglichen Uebergangsformen zur Knospung, indem das eine Teilstück in verschiedenem Maß kleiner ausfällt als das andere (Fig. 496).

Besonders nach einer Neuinfektion der Ratte wachsen die Individuen rasch heran und teilen sich geradezu stürmisch, wobei vielfach die Bilder multipler Teilung sich zeigen, und zwar hauptsächlich in den inneren Organen Leber, Milz und Knochenmark.

Nach Befunden von Carini und Delanoë scheint es, als ob auch bei Tr. Lewisi in Fällen alter Infektion in der Lunge (ob im Endothel der Gefäße?) eine Art von geißellosen Dauerstadien mit multipler Teilung („Schizogonie") vorkämen.

Rabinowitsch und Kempner, welche beobachtet hatten, daß mit infizierten Ratten zusammengesperrte gesunde Ratten nach circa 14 Tagen in ihrem Blut Trypanosomen zeigen, vermuteten Uebertragung durch die Flöhe (Ceratophyllus fasciatus Bosc.) oder Läuse der Ratten. Jene Forscher, ferner Laveran und Mesnil, Prowazek u. a. zeigten, daß in solchen tatsächlich die Trypanosomen vorkommen, und daß sie durch Injektion in Kochsalzlösung zerzupfter Flöhe oder Läuse auf neue Ratten übertragen werden können.

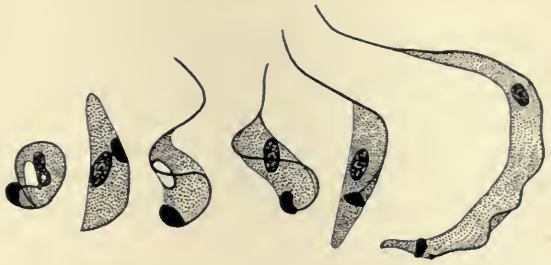
Aus den neueren Versuchen von Swingle, Swellengrebel und Strickland, Minchin und Thomson und vor allem Nöller geht hervor, daß Flöhe in erster Linie als regelmäßige Ueberträger in Betracht kommen. Und zwar sind nicht nur die eigentlichen Rattenflöhe (Ceratophyllus fasciatus Bosc.), sondern auch Hundeflöhe (Ctenocephalus canis Curtis), Mäuseflöhe u. a. geeignete Ueberträger.

Unmittelbar während des Saugens scheint eine Uebertragung vorkommen zu können. Regelmäßig kommt sie aber erst nach einer nichtinfektiösen Zwischenperiode von mindestens 4 Tagen zustande. Aber diese Tatsachen sind auch bei T. Lewisi keine Anzeichen einer geschlechtlichen Entwicklung im Floh, wie viele Autoren meinten. Nöller wies vielmehr unter Benutzung einer sehr geschickten und sicheren Methodik, indem er nämlich die einzelnen Flohindividuen nach Art der Flohzirkuskünstler an einem dünnen Silberdraht befestigte, nach, daß die Infektion durch Faeces der Flöhe stattfindet, welche von der Ratte abgeleckt werden. Das Eindringen geschieht durch die unverletzte Mundschleimhaut.

Infektion durch den Stechakt und Besiedelung der Speicheldrüse des Flohs durch Trypanosomen konnte niemals beobachtet werden.

Dagegen zeigt sich bald, nachdem ein Floh an einer infizierten Ratte gesaugt hat, eine vollständige Ueberschwemmung des ganzen Darmtraktus des Flohs mit Trypanosomen, welche, wie Minchin und Thomson zuerst beobachteten, in Zellen des Ventriculus eindringen, sich dort abkugeln und dort vermehren. Doch scheint diesem Umstand für die Infektion des Flohs keine besondere Bedeutung zuzukommen. Denn nach Nöller handelt es sich um in der periodischen Abstoßung begriffene Epithelzellen des Ventriculus. Es kommt auch zu keiner dauernden Ansiedlung der Trypanosomen in dieser Region. Vielmehr sammeln sie sich nach einigen Tagen in ungeheuren Massen an den Wänden des Enddarms an, wo sie nach Art der Herpetomonaden festsitzen und sich in diesem Zustand weiter vermehren. So werden sie ein Hindernis für die Faeces, welche sich anstauen und dann die Trypanosomen mitreißen. Bei jedem Saugakt erfolgt auch Defäkation und Verspritzung des trypanosomenhaltigen Bluts über das Fell der Ratte, welche sich putzt und ableckt und auf diese Weise infiziert wird.

Die Flöhe infizieren sich auf Ratten mit frischer Infektion leichter als auf solchen mit chronischer Trypanosomose. Doch kann aus dieser Tatsache kaum auf ein besonderes für die Infektion geeignetes Stadium nach Analogie der Malariaparasiten geschlossen werden.



a b c d e f

Fig. 498 a—f. Trypanosoma Lewisi. Aufeinander folgende Stadien der Entstehung eines freien, beweglichen Individuums aus einem Ruhestadium (a), in der Kultur. (Nach Delanoë aus Laveran und Mesnil.)

Gegen eine strenge Bindung des Lebenszyklus an den Ueberträger spricht auch die Uebertragbarkeit des T. Lewisi durch sehr verschiedene Floharten, auch durch den Menschenfloh (Wenyon 1912), Bettwanzen (Brumpt 1913), Schafläuse (Nöller 1914) und die Rattenlaus Haematopinus spinulosus (Prowazek u. a.).

Die letztere, welche eine Zeitlang als der eigentliche Ueberträger des Rattentrypanosoms galt, scheidet zwar auch mit dem Kot Trypanosomen aus und kommt als gelegentlicher Ueberträger in Betracht. Als regelmäßiger Ueberträger kann sie aber nicht angesehen werden, da sich die Trypanosomen in ihr nicht dauernd ansiedeln und weiter entwickeln.

Fig. 499. Trypanosoma Lewisi Kent im Blut der Ratte. *Er* Erythrocyten. (Nach Kempner und Rabinowitsch.)

Prowazek und andere Autoren haben aus der Rattenlaus Formen des Rattentrypanosomas und Vorgänge an ihnen beschrieben, welche als Anzeichen eines geschlechtlichen Abschnitts des Entwicklungszyklus angesehen wurden. Sie sind wohl als Degenerationsstadien und Produkte unvollkommener Präparationsmethoden anzusehen. Beim Rattentrypanosoma ist so wenig wie bei irgendeiner anderen Art eine geschlechtliche Entwicklung nachgewiesen.

Dauerformen sind bisher nicht beobachtet worden. Es ist festgestellt worden (in Indien), daß der Grad der Infektion und die Zahl der infizierten Tiere nach den Jahreszeiten schwankt, so daß für die Entwicklung wahrscheinlich eine optimale Temperatur anzunehmen ist (Minimum im März und April, Maximum von Juni bis Dezember in Bombay).

Die Art lebt im Blut von Ratten (Mus rattus, M. decumanus, M. rufescens und vielen anderen exotischen Rattenarten); sie ist bisher in Europa (Deutschland, England, Frankreich, Italien, Rußland), in Asien (Indien, Java, Philippinen, Japan), Afrika (Deutsch-Ostafrika, Gambia, Kamerun, Kapland und Algier) und Amerika (Vereinigte Staaten, Brasilien, Argentinien) nachgewiesen worden. Man kann also annehmen, daß der Parasit, wie seine Wirte, kosmopolitische Verbreitung hat.

In den befallenen Tieren bewohnt er das Blut (der Venen und Arterien): bei den Ratten führt er bisweilen Erkrankungen und Sterben herbei, in den meisten Fällen hat man ihn jedoch bei anscheinend gesunden Ratten gefunden. Er ist bei den wilden Ratten häufig, bei den zahmen, besonders den weißen Ratten, selten, obwohl dieselben, wie auch die weißen Mäuse, für die Infektion empfänglich sind. Dagegen konnte das Tryanosoma Lewisi bei den ersten Versuchen weder auf gewöhnliche Mäuse noch auf irgendeine andere Tierart mit dauerndem Erfolg übertragen werden. Bei Meerschweinchen entsteht eine schwache Infektion, welche sehr schnell vorübergeht. Lingard gibt an, daß ihm die Uebertragung auf Nesokia bengalensis Gray var. kok Gray gelungen sei (?). Selbst der Hamster (Cricetus cricetus L.), welcher einen außerordentlich ähnlichen Parasiten (Tr. criceti [Lühe]) beherbergt, kann nicht mit Tr. Lewisi (K.) infiziert werden. Die neueren Versuche zeigen, daß die Virulenz von Tr. Lewisi durch abwechselnde Kultur auf künstlichen Nährböden und nachfolgende Injektion in Versuchstiere so gesteigert werden kann, daß gewöhnliche Mäuse und auch andere Nager infiziert werden können (Roudsky). So liegt denn der Verdacht nahe, daß die erwähnten und die sogleich anzuführenden Formen aus verschiedenen Nagetieren keine distinkten Species sind.

Die Ratten erkranken in der Regel an der Infektion durch Tr. Lewisi nicht sehr schwer, sie werden aber nach Ueberstehen der Infektion immun gegen neue Infektion. Diese aktive Immunität hält ca. 3 Monate an. Das Serum solcher Tiere verleiht passive Immunität, indem es gleichzeitig mit den Trypanosomen oder kurz danach injiziert, deren Entwicklung verhütet. Heilerfolge sind jedoch nicht erzielt worden.

In manchen Fällen wurden 25—29 Proz. der eingefangenen wilden Tiere infiziert gefunden, in anderen ein weit geringerer Prozentsatz. Es scheinen also unter gewissen Bedingungen Epidemien auszubrechen.

Die scheinbar gesunden, mit Trypanosoma Lewisi infizierten Ratten sind offenbar ein Beispiel für Immunitas non sterilisans (vgl. S. 338). Die Ratten haben eine labile Infektion und stellen „Reservoire“ dar, aus denen stets neue Infektionen ihre Quelle finden können.

Es gibt eine ganze Gruppe von Trypanosomenformen, welche morphologisch kaum von T. Lewisi zu trennen sind. Sie kommen bei einer Reihe von kleinen Säugetieren (Nager, Insektenfresser, Fledermäuse) vor und sind meist absolut auf eine Wildart beschränkt, von der sie experimentell nicht auf andere übertragen werden können. Es ist daher wohl richtig, sie vorläufig mit besonderen Namen zu bezeichnen. Sie sind alle nichtpathogen oder erzeugen doch leichtere latente Infektionen. Sie bilden eine ebenso geschlossene Gruppe, wie die pathogenen Trypanosomen der großen Säugetiere.

Trypanosoma Duttoni Thiroux, welches am Senegal und Gambia in Mäusen gefunden wurde, ist dem T. Lewisi sehr ähnlich. Doch liegt bei ihm der Blepharoplast vor dem Kern. Es agglutiniert auf den künstlichen Nährböden in Rosetten, wobei die Geißelenden verklebt sind. Pricolo hat eine sehr ähnliche Form in Rom bei Mäusen gefunden, auch in den Flöhen der Mäuse nachgewiesen. Diese Form geht im Gegensatz zu T. Lewisi vom trächtigen Muttertier auf die Föten über (?). Trypanosoma Grosi Laveran und Pettit aus Mus silvaticus ist nicht übertragbar auf weiße Ratten und Mäuse.

Sehr ähnlich dem T. Lewisi sind ferner T. Blanchardi Brumpt aus dem Siebenschläfer (Myoxus glis), T. microti Laveran und Pettit aus Microtus arvalis Pallas und Myoxus nitela (wird nach Laveran und Pettit durch den Floh Ceratophyllus Laverani Rothsch. übertragen), T. cuniculi Blanch., dann Formen aus Haselmaus, Maulwurf, Meerschweinchen, Palmhörnchen und einigen Fledermäusen, welche bisher ebenfalls streng auf ihre Wirtsspecies beschränkt gefunden wurden.

T. vespertilionis (Battaglia) aus Fledermäusen, hauptsächlich in Südeuropa, Tunis etc. nachgewiesen. Nach Gonder wahrscheinlich durch die Milbe Leiognathus arcuatus übertragen.

T. Legeri Mesnil und Brimont aus dem Ameisenbären Tamandua tridactyla L. in Französisch Guyana und T. Brimonti Mesnil und Brimont aus einem Faultier.

T. Pestanai Bettencourt und França beim Dachs, T. Nicolleorum Ed. et Et. Sergent bei den Fledermäusen Myotis myotis und Vespertilio Kuhli.

T. Dionisii Bettencourt und França bei den Fledermäusen Vesperugo pipistrellus, V. serotinus und V. Nattereri. Vgl. ferner die oben angeführten Formen aus Nagetieren (S. 522).

## C. Nichtpathogene Trypanosomen aus Rindern.

### 3. Trypanosoma Theileri Bruce.

1902 März. Trypanosoma Theileri Bruce, Note on discovery of a new Trypanosome. In: Lancet. Vol. 1. p. 664.
1902 Nov. Tr. transvaaliense Laveran, Sur un nouveau trypanosome des bovidés. In: C. R. Acad. Sci. Paris. Vol. 134. p. 512.
1902 Nov. Tr. transvaaliense Laveran, Au sujet de deux trypanosomes des bovidés du Transvaal. Ibid. Vol. 135. 1902. p. 717.
Tr. Lingardi Raph. Blanchard.
1906 Tr. Theileri Lühe. In: Mense, Handbuch der Tropenkrankheiten. Vol. 3. p. 133.
1906 Luhs, Trypanosoma Theileri in Transkaukasien. In: Arch. Parasitol. Vol. 10. p. 171.

Diese Trypanosomenform ist vor allen bisher in diesem Werk beschriebenen Trypanosomen der Säugetiere durch ihre Größe ausgezeichnet, welche die Dimensionen von T. Brucei um das 2—3-fache übertreffen kann. Die größten Formen messen 60—70 μ in der Länge, 4—5 μ in der Breite, während die entsprechenden Maße für die kleinsten 25—30 μ und 2—3 μ betragen. Ferner ist sehr charakteristisch das zugespitzte, oft lang, fast fadenförmig ausgezogene Hinterende (vgl. Fig. 450, S. 477). Das Protoplasma ist stark gekörnelt. Der Blepharoplast, oval- oder biskuitförmig, liegt in größerer Entfernung vom Hinterende und ist quer zur Länge des Tieres gestellt. In der Regel liegt der Kern ungefähr in der Mitte des Körpers, doch scheint er relativ leicht beweglich zu sein, da er manchmal in der Nähe des Blepharoplasten oder gar hinter ihm gefunden wird. (Solche Formen waren von Laveran für eine besondere Art gehalten und als T. transvaaliense bezeichnet worden.)

Die undulierende Membran ist schmal, aber sehr deutlich ausgebildet; die Geißel meist lang, am Ende abgestumpft, die Pellicula zeigt deutliche Längsstreifung. T. Theileri hat eine sehr rasche Bewegung.

Es ist bisher nur im Blut von Rindern vorgefunden worden. Theiler ist der Ansicht, daß die natürliche Uebertragung durch die Lausfliege Hippobosca rufipes v. Olf. vollzogen wird. Experimentell konnte jedenfalls durch diese Stechfliege die Infektion erzielt werden.

Während Rinder experimentell leicht zu infizieren sind, gelang Theiler die Uebertragung auf andere Tiere bisher nicht. Kudicke hat in Daressalaam bei einem Affen, Dutton, Kinghorn und Todd am Kongo bei einer Antilope (Tragelaphus scriptus) eine ähnliche Form gefunden. Vielleicht ist dieselbe dem von Bruce beschriebenen T. ingens nahestehend, welches auch aus Antilopen stammt (gefunden in Cervicapra arundinum, Tragelaphus scriptus silvaticus und im Rind). Es ist 122 μ lang und 7—10 μ breit.

Trypanosoma Theileri ist in Südafrika weit verbreitet: Kapkolonie, Oranje, Transvaal, Natal und Rhodesia. Aehnliche Formen sind in Algier, Togo und Ostafrika gefunden worden. Wahrscheinlich ist T. Theileri nicht pathogen.

T. Theileri ist der Repräsentant einer ganzen Gruppe von Säugetiertrypanosomen, von denen wir bisher noch nicht wissen, ob sie eine einheitliche weltweit verbreitete Art darstellen, oder ob sie in verschiedene Arten zerfallen. Alle hierher gehörigen Formen sind durch ihre Größe, das spitze, verlängerte Hinterende und den kleinen, kugeligen, peripher gelagerten Blepharoplast ausgezeichnet. Ferner ist hervorzuheben, daß der Kern etwa in der Mitte des Körpers liegt. Auch mir scheint es immer wahrscheinlicher, daß es sich um verschiedene Zustände von nur einer Art, nämlich T. Theileri, handelt. Von den hierher gehörigen Formen erwähne ich folgende:

**a) Trypanosoma Franki** Frosch.

1909 Frank, P., Ueber den Befund von Trypanosomen bei einem in Stein-Wingert (Westerwald, Reg.-Bez. Wiesbaden) verendeten Rinde. In: Zeitschr. f. Infektionskrankh., parasit. Krankh. u. Hyg. d. Haustiere. Vol. 5. p. 313.
1909 Frosch, P., und Frank, P., Ueber die Bedeutung des Befundes rinderpathogener Trypanosomen in Deutschland. Ibid. p. 330.

1909 Frosch, P., Aetiologische Ermittelungen über das Trypanosoma Franki. Ibid. p. 316.
1909 Knuth, P., Ueber die Morphologie des Trypanosoma Franki. Ibid. Vol. 6. p. 39.
1909 Mayer, M., Ueber Trypanosoma Theileri und diesem verwandte Rindertrypanosomen. Ibid. p. 46.

Das Trypanosoma Franki, welches zuerst im Westerwald gefunden wurde, ist 20—40 μ lang und etwa 2 μ breit. Obwohl bei dem zuerst beobachteten Fall die Massenhaftigkeit der Trypanosomen den Schluß auf pathogene Bedeutung nahelegte, scheint es nach neueren Untersuchungen sich doch eher um einen harmlosen Parasiten zu handeln. Der Parasit ist meist nur durch Anlegung von Kulturen nachzuweisen, da er nur im Anfang der Infektion in größerer Anzahl auftritt, um bald ganz zu verschwinden. Bei Stalltieren findet er sich nicht, wohl aber bei Weidetieren im Juli und August, um im September wieder zu fehlen. Ueberträger Hippobosciden und Tabaniden.

Die Form ist bisher in Deutschland, England, Frankreich, Dänemark, Schweden beobachtet worden.

**b) T. himalayanum** Lingard. Länge 44—70 μ.

**c) T. indicum** Lingard. Länge 36—51 μ.

1904 Durand and Holmes, A Trypanosoma found in the blood of cattle in India. In: Journ. comp. Path. and Ther. Vol. 17.
1907 Lingard, Different species of Trypanosomata observed in bovines in India. In: Journ. trop. vet. Sc. Vol. 2. p. 4.

In Indien im Gebirge und in der Ebene gefunden bei Rindern.

**d) T. Falshawi** Mayer. 72—84 μ lang, in Singapore bei Rindern gefunden. Länge ca. 79 μ.

**e) T. Muktesari** Lingard. Länge ca. 38 μ. Indien bei Rindern.

**f) T. Scheini** . . . . . Länge 45—66 μ. Indo-China bei Rindern.

Nach den Angaben von Peace kann man wohl annehmen, daß die indischen Arten identisch mit T. Theileri sind.

**g) T. americanum** Cr.

1909 T. americanum Howard Crawley, A Trypanosoma which appears in cultures made from the blood of American cattle. Bureau anim. Indust. Bull. 119. Oct. 1909. p. 21.

Länge bis ca. 60 μ. Im Blut gesund erscheinender nordamerikanischer Rinder. Gefunden bei der Nachuntersuchung des angeblichen Trypanosomastadiums von Piroplasma, welches Mijayima beschrieben hatte.

## D. Pathogene Trypanosomen des Menschen und der Haussäugetiere.

### 4. Trypanosoma Brucei Plimmer und Bradford. Der Erreger der Nagana.

1897 Bruce, D., Further Report on the Tsetsefly-Disease or Nagana in Zululand. London.
1898 Kanthack, Durham und Blandford, Ueber die Nagana- oder die Tse-Tse-Fliegenkrankheit. Hygienische Rundschau. Vol. 8.
1898 Koch, Rob., Reiseberichte über Rinderpest usw. Tsetse- oder Surrakrankheit usw. Berlin.
1899 Plimmer und Bradford. In: Centralblatt f. Bakt. u. Parasitenk. Abt. I. Vol. 26. p. 440. (Vorläufige Mitteilung.)

Die erste Mitteilung über den Parasiten stammt von Bruce, Dav., Tsetsefly-Disease or Nagana in Zululand. Durban 1894.

T. Brucei ist von Bruce entdeckt und als Erreger der schon Livingstone bekannten Krankheit (Nagana oder Tsetse-Krankheit) der Huftiere nachgewiesen worden.

T. Brucei hat eine wurmähnliche Form, hat am vorderen Ende ein langes Flagellum, den Körper entlang läuft eine undulierende Membran. Das Hinterende ist jedoch nach der übereinstimmenden Darlegung von Plimmer und Bradford, von R. Koch und vielen neueren Beobachtern relativ stumpf (s. Fig. 500 u. 501), die Gestalt ist plumper, die undulierende Membran breiter als bei T. Lewisi.

Ferner ist charakteristisch der in der Mitte des Körpers gelegene Kern und der weit hinten gelegene Blepharoplast[1]). Dicht vor der Geißelwurzel liegt eine Vakuole.

Trypanosoma Brucei hat eine Länge von 25—35 μ, eine Breite von 1,5—2,5 μ. Das Plasma ist deutlich alveolär gebaut, das Entoplasma enthält zahlreiche Granulationen, welche sich mit den üblichen Blutfarbstoffen stark färben.

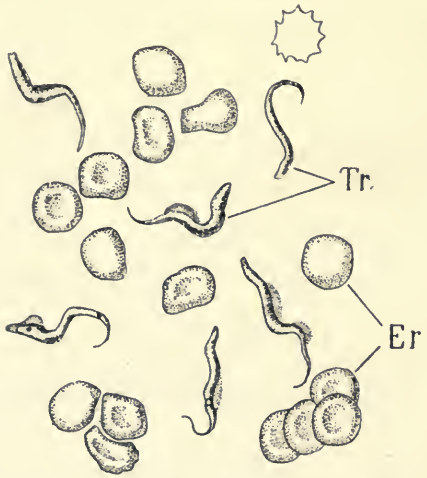



Fig. 500. Trypanosoma Brucei. *Tr* Trypanosomen. *Er* Rote Blutkörperchen des Wirts. (Nach Koch.)

Sehr charakteristisch ist die Bewegung dieser Art, welche unter dem Mikroskop als heftige Rotation und hauptsächlich Schlängelung ohne wesentliche Lokomotion erfolgt, so daß man ein Individuum oft lange Zeit beobachten kann (vgl. dagegen T. Theileri S. 524, T. Evansi S. 530, und vor allem T. vivax S. 533).

Die Teilung erfolgt meist als ganz regelmäßige Zweiteilung; die Dauer des Teilungsvorgangs ist nach Prowazek 4 Stunden, manchmal beginnt in dem einen Tochtertier eine neue Teilung, ehe die Trennung vom Schwestertier erfolgt ist. Rosettenbildung ist jedoch nicht beobachtet worden.

Auch für T. Brucei werden die oben (S. 483) bezeichneten drei Formen, die indifferenten und die geschlechtlichen, im Blut des Wirbeltierwirts angegeben (zuerst von Ziemann, dann von Prowazek u. a.). Außerdem gibt Koch an, daß in verschiedenen Wirten die Parasiten verschiedene Formen annehmen, indem sie in Hunden, Ratten und Rindern klein mit stumpfem Hinterende, in Pferden groß mit relativ spitzem Hinterende, in Hunden und Kaninchen im Besitz von auffallend langen, in Schweinen von auffallend kurzen Geißeln sein sollen. Laveran und Mesnil geben Größenverschiedenheiten in verschiedenen Wirten an.

1) Plimmer und Bradford beschrieben diese beiden Bildungen, indem sie dieselben Makro- und Mikronucleus nannten.

Das Trypanosoma Brucei wird durch die Tsetsefliegen übertragen, und zwar kommen außer Glossina morsitans Westw. die ihr sehr nahestehenden Arten Glossina longipalpis Wied., G. pallidipes Westw. und G. tachinoides Westw. in Betracht. Auch wurden G. fusca Walk. und G. longipennis Corti verdächtigt. Außer für Glossina morsitans scheint es aber nur für G. fusca und G. pallidipes sicher zu sein und eventuell auch für G. palpalis (s. unten). In Deutsch-Ostafrika ist nach R. Koch G. fusca die verbreitetste Form, welche überall in den Naganadistrikten in großer Zahl vorkommt und daher wohl die Hauptbedeutung für die Infektion besitzt. Nach Kleine kann auch Glossina palpalis das T. Brucei übertragen.

T. Brucei findet sich im Blut von Rindern, Pferden, Zebras, Maultieren, Antilopen, Ziegen, Schafen, im Sudan auch von Kamelen, Büffeln, Hyänen; es kann auf Esel, Schweine und Hunde ebenfalls übertragen werden. Auch Ratten haben sich experimentell mit dem Parasiten infizieren lassen; ebenso andere Nagetiere (Kaninchen, Meer-

Fig. 501 A und B.

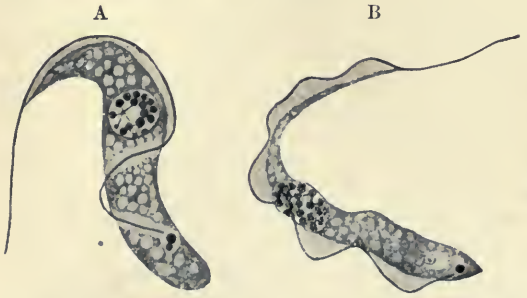



Fig. 502.

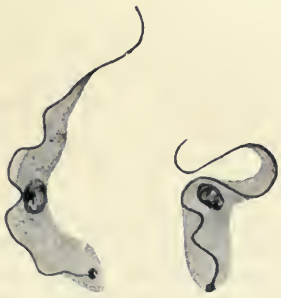


Fig. 501 A und B. Trypanosoma Brucei P. und B. A Breite blasse Form. B Gewöhnliche Form. Vergr. ca. 3000. (Nach Lühe.)

Fig. 502. Trypanosoma caprae Kleine. Vergr. 1800. (Nach Bruce und Mitarbeitern.)

schweinchen, Hausmäuse, Feldmäuse [„Arvicola arvalis"], Murmeltiere, Gartenschläfer [Eliomys quercinus Ch.]), ferner Igel, Katzen und Affen. Sehr nahe steht das von Bruce beim wilden Elefanten am Albertsee entdeckte T. elephantis Bruce u. Gen.

Man kann fast sagen, daß alle Säugetiere für T. Brucei empfänglich sind; die meisten sind sogar gegen den Parasiten sehr empfindlich und erkranken schwer nach erfolgter Infektion. Ja sogar in einigen niedriger stehenden Wirbeltieren, so Hühnern, Gänsen und Schlangen, gedeihen die Naganatrypanosomen.

In diesen wachsen sie, ohne Krankheiten hervorzurufen, was auch bei afrikanischen Wildarten, speziell Antilopen, der Fall ist (vgl. S. 338 u. 497). Merkwürdigerweise ist T. Brucei für den Menschen nicht infektiös; dasselbe soll für Paviane (Gattungen Papio und Mormon) der Fall sein, während andere Affen empfänglich sind.

Die Krankheit ist in den verschiedensten Gebieten Afrikas gefunden worden; berüchtigt ist sie hauptsächlich durch ihre Bedeutung für Süd- und Südostafrika geworden, wo sie in ganzen Bezirken den Viehbestand ausgerottet hat. Doch ist sie auch in Deutsch-

und Britisch-Ostafrika, in Uganda, Nubien und Somaliland verbreitet. Auch im Kongogebiet kommt sie vor und führt dort in gewissen Gebieten den Namen „la mouche“ (Scloss). Im Zululand heißt sie Nagana. Auch in Westafrika kommen sehr ähnliche Erkrankungen vor. Die Form in Togo zeichnet sich durch abweichende Immunitätsreaktionen aus, weshalb für sie eine besondere Art aufgestellt wurde, T. togolense Mesnil et Brimont. Eine andere, T. Brucei ähnliche Form fanden Kleine und Taute am Tanganjika bei Hausziegen und benannten sie als T. caprae (Fig. 502).

Man hat von jeher die Krankheit mit der Tsetsefliege in Beziehung gebracht; denn wenn dieselbe irgendwo massenhaft auftrat, so war das Land für die Viehzucht ungeeignet. Es hat sich gezeigt, daß überall, wo in Afrika Nagana auftritt, Tsetsefliegen vorkommen. Man hat sich in den englischen Kolonien Afrikas schon ganz daran gewöhnt, „fly countries“ und „fly belts“ (Tsetsegebiete) zu bezeichnen, welche infolge des Vorhandenseins von infizierten Glossinen für Vieh unbewohnbar und ohne Gefahr der Infektion nicht passierbar sind. Wie Bruce gezeigt hat, beherbergen in solchen Gegenden „die Büffel, Wildebeeste (Catoblepas gnu), Kudu (Strepsiceros capensis), Buschböcke (Tragelaphus scriptus silvaticus) und Hyänen Trypanosomen“, und zwar das typische Trypanosoma Brucei. Offenbar überträgt die Fliege das Trypanosoma vom Wild auf die Haustiere. Nach den Beobachtungen der Viehzüchter verschwindet die Krankheit in einer Gegend, wenn das Wild aus derselben fortwandert.

Bruce konnte jedenfalls nachweisen, daß die Tsetsefliege nicht etwa an sich durch den Besitz von Giftdrüsen giftig ist, daß man frische Fliegen selbst in sehr großer Zahl (30—35) zwei Monate lang jeden zweiten Tag an einem Hund saugen lassen konnte, ohne irgendeinen Effekt. Ließ man sie dazwischen aber nur einmal zuvor an einem trypanosomenkranken Tier saugen, so erfolgte sofort eine Ansteckung. Ebenso wirkte auch subkutane Injektion von trypanosomenhaltigem Blut. Diese Versuche gelingen auch an Eseln, Pferden und Rindern etc.

Bruce fand auch die Trypanosomen in der Fliege. Bis zu 46 Stunden nach der Fütterung fand er sie noch lebend im Rüssel der Fliege. Im Magen derselben ist das Blut fest koaguliert; nach 118 Stunden aber findet man noch lebende und bewegliche Parasiten daselbst, nach 140 Stunden aber ist der Magen leer. In dem Kot der Fliege finden sich tote Trypanosomen.

Für Hunde und Katzen steht es fest, daß sie sich auch durch Fressen von Fleisch von kranken Tieren infizieren können.

Einige weitere afrikanische Tierkrankheiten sind wahrscheinlich mit der Nagana identisch oder stehen ihr jedenfalls sehr nahe. Es wird daher vermutet, daß sie ebenfalls durch T. Brucei erregt werden.

Ein Teil der Untersuchungen über die Entwicklung der Trypanosomen im Ueberträger ist an T. Brucei und der Glossina morsitans durchgeführt worden. Doch sind die Untersuchungen nicht so in die Einzelheiten durchgeführt worden, als bei der Uebertragung von T. gambiense. Es kommt zur Entwicklung ähnlicher Formen wie bei jener im Darm der Fliege; diese macht auch eine nichtinfektiöse Periode durch und ist erst nach Ablauf von 20 Tagen nach dem sie infizierenden Saugakt fähig, neue Wirte anzustecken. Diese Verhältnisse sind erst durch Forschungen von Kleine (am Tanganjika) aufgeklärt worden.

Koch, Bruce, Stuhlmann u. a. haben sich bemüht, in den Tsetsefliegen Entwicklungsstadien des T. Brucei zu finden. Was besonders von Koch und Stuhlmann im Darmtraktus von Glossina fusca gefunden wurde, erinnert zum Teil sehr an die Befunde von Minchin, Greig und Tulloch für T. gambiense bei G. palpalis. Auch für T. Brucei wurde in der Tsetse die Differenzierung in zwei extreme Formen und die bedeutende Größenzunahme nachgewiesen; ferner eine Infektion der Fliegen mit Trypanosomen, welche von den hinteren Teilen des Darms nach vorn fortschreitet und schließlich mit einer Besiedelung des Proventriculus und Rüssels der Fliege durch kleine, schlanke Trypanosomen endet. Nach Koch enthält der Rüssel oft, wenn der Darm trypanosomenfrei ist, in einem Tröpfchen wasserheller Flüssigkeit Massen von Trypanosomen; in solchen Fällen enthält auch der Magen zahlreiche Trypanosomen, selbst wenn gar keine roten Blutkörperchen mehr vorhanden sind.

### 5. Trypanosoma Evansi (Steel). Der Erreger der Surra.

1885 Spirochaete Evansi Steel, J. A. In: An Investigation into an obscure and fatal disease among transport mules in British Burma.
1880 Evans. In: Report published by the Punjab Government Military department.
1884 Herpetomonas Lewisi Lewis. In: Quart. Journ. Micr. Science (2). Vol. 24.
1887 Trichomonas (subgen.) sanguinis Evansi Crookshank. In: Journ. Roy. Microsc. Society London.
1893 Lingard, Report on Horse Surra. Bombay.
1894/95 — Further Report on Surra. Bombay.
1895/96 — Report on an outbreak of Surra. Bombay.
1896 Trypanosomum Evansi Chauvrat.
1898 Koch, R., Reiseberichte über Rinderpest usw. usw. Berlin.
1900 Penning, C. A., Veeartsenijkundige Bladen vor Neederlandsch Indië. Batavia. Deel VIII.
1903 Musgrave and Clegg, Trypanosoma and Trypanosomiasis, with special reference to Surra in the Philippine Islands. Manila. Dpmt. of the Interior. Bureau of Govmt. Laboratories. No. 5.

Diese Art wurde früher bald mit den Rattentrypanosomen, bald mit den Tsetsetrypanosomen zusammengeworfen. Von den ersteren unterscheidet sie sich durch die bedeutendere Durchschnittsgröße, von dem letzteren durch die Gestalt, wenigstens bei den typischen Epidemien. Es hat sich außerdem herausgestellt, daß weder die in Indien und Afrika noch die in Europa vorkommenden Rattentrypanosomen sich auf andere Tiere als auf Ratten (vgl. S. 522) übertragen lassen. Es ist also durchaus gerechtfertigt, T. Evansi als besondere Art festzuhalten.

T. Evansi ist nach der Darstellung von Crookshank am hinteren Ende zugespitzt, was aber durchaus nicht konstant ist; denn das Hinterende ist beim lebenden Tier sehr metabolisch. Die undulierende Membran beginnt an der Basis der Spitze, in welche das Hinterende sich verschmälert, und geht nach vorn unmerklich in das Flagellum über.

Der Kern scheint vielfach weiter vorn im Körper zu liegen als bei T. Brucei. Sonst ist im allgemeinen die Aehnlichkeit mit dem letzteren sehr groß, so daß beide Formen im Präparat nicht sicher zu unterscheiden sind. Manche Autoren halten daher Surra und Nagana (resp. T. Evansi und T. Brucei) für identisch. Wieder andere haben hervorgehoben, daß die als Surra bezeichnete Trypanosomiasis

kein einheitliches Bild darbiete, so daß unter dem Sammelbegriff von T. Evansi mehrere Arten oder doch Rassen zusammengefaßt würden. So sind bei Individuen aus den Philippinen, Java, Mauritius Unterschiede gegenüber den indischen Formen gefunden worden.

Trypanosoma Evansi ist 20—30 μ (im Mittel 25 μ, bei Pferden sogar bis 35 μ) lang und 1—2,5 μ breit.

Die Geißel mißt ca. 6 μ.

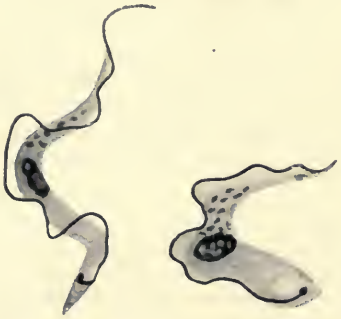


Fig. 503. Trypanosoma Evansi Steel. Verschiedene Typen. Vergr. 2000. (Nach Bruce.)

Die Vermehrung erfolgt in der üblichen Weise durch Zweiteilung. Rosettenbildung durch multiple Teilung scheint selten vorzukommen.

Agglomeration erfolgt mit den Hinterenden.

Die Individuen von T. Evansi sollen sich durch lebhafte Beweglichkeit auszeichnen und sich darin von T. Brucei unterscheiden.

Die Kultivierung der Surraparasiten ist auf den Novy-McNealschen Nährböden gelungen; die Kulturen haben bemerkenswerterweise ihre Virulenz verloren. Stämme von verschiedener Herkunft sollen sich in den Kulturen verschieden verhalten — nach Novy und McNeal findet man in den Kulturen ihres Philippinenstammes nur einzelne Tiere, nach Laveran und Mesnil bei ihrem Mauritiusmaterial auch Rosettenbildung. Ob das konstant ist und für Artverschiedenheit spricht, scheint zweifelhaft. Man kann sogar zweifeln, ob in den Kulturen, die meist aus Rindern stammten, nicht Trypanosomen der Theileri-Gruppe gewachsen sind.

Fig. 504. Trypanosoma Evansi (Steel). Zwei davon in Teilung. (Nach Crookshank).

Trypanosoma Evansi ist im Blut von Pferden, Maultieren, Rindern, Büffeln, Kamelen, Hunden, Hyänen, selbst Elefanten nachgewiesen worden. Neuerdings ist man geneigt, die Vorkommnisse in Elefanten und besonders in Kamelen, welche bestätigt worden sind, für die Quelle der neu ausbrechenden Epidemien zu halten. Bei Kamelen dauert die Krankheit 2—4 Jahre, und in dieser ganzen Zeit stellen die Tiere Reservoirs dar, aus denen immer neue lokale Epidemien gespeist werden können.

Die künstliche Infektion gelingt bei Mäusen, Ratten, Kaninchen, Meerschweinchen, Hunden, Schafen, Ziegen, Affen (aber nicht bei Pavianen); sogar einen fliegenden Hund (Pteropus medius Temm.) zu infizieren gelang Laveran. Doch sind diese verschiedenen Tierarten in verschieden hohem Grad für die Infektion empfänglich. Während in Mauritius bei der großen Seuche (1902) von erkrankten Pferden 100 Proz. zugrunde gingen, betrug die Sterblichkeit bei den Rindern nur 25 Proz. Mäuse und Ratten sind sehr empfänglich, bei Meerschweinchen und Kaninchen ist die Erkrankung leichter, Ziegen und Schafe hielt man sogar längere Zeit für unempfänglich.

Auch bei T. Evansi werden Fliegen als Ueberträger angenommen; doch ist noch strittig, welche Formen die natürlichen Vermittler der Infektion sind. Im allgemeinen werden Tabaniden (Tabanusarten, T. tropicus, T. lineola, Haematopota, ferner Haematobia exigua, eventuell auch Chrysopsarten) beschuldigt, doch scheinen daneben auch Stomoxysarten, vor allem St. calcitrans und St. nigra in Betracht zu kommen. Mit verschiedenen dieser Formen war künstliche Uebertragung möglich, doch gelang sie auch mit Flöhen (Musgrave und Clegg). Auch bei diesem Trypanosoma ist Infektion von Nage- und Raubtieren durch Fressen infizierten Fleisches beobachtet worden.

Die Surra und mit ihr T. Evansi ist in Indien, Hinterindien, Insulinde (besonders Java) und auf den Philippinen verbreitet. Daneben ist sie auch vielfach in englische Kolonien verschleppt: Australien, Mauritius, vielleicht auch schon in viele Gegenden Afrikas; besonders in Ostafrika glaubt man neben Nagana Surra unterscheiden zu müssen.

Die unter dem Namen El Debab in Algerien (Sergent) und Mbori im Sudan (Cazalbou) herrschenden Seuchen der Kamele scheinen ebenfalls mit Surra identisch und dort eingeschleppt (?) zu sein. Die sie erregenden Formen wurden auch unter dem besonderen Namen T. soudanense Lav. für El Debab und T. Evansi var. mborii Lav. für Mbori beschrieben. Auch bei diesen Seuchen gelten Tabaniden als Ueberträger.

### 6. **Trypanosoma dimorphon** Lav. und Mesn. Der Erreger des Gambiafiebers der Pferde.

1903 Dutton and Todd, First Report of the Expedition to Senegambia. Trypanosomiasis. London.
1904 Laveran et Mesnil. In: C. R. Acad. Sci. Paris. Vol. 138. p. 732.
1909 Hindle. In: Univ. Calif. Publications. Zoology. Vol. 6. No. 6. p. 127.

Dieses Trypanosoma ist in drei Formen beobachtet worden, welche bei ihm besonders auffallend sind, welche aber den bei den übrigen Trypanosomen beschriebenen „indifferenten", „männlichen" und „weiblichen" Formen zu entsprechen scheinen. 1. Die „Kaulquappenform" mit stark verdicktem Hinterende, kleiner Geißel, oder einer solchen ganz entbehrend und schmaler undulierender Membran, Blepharoplast 0,3—0,5 μ vor dem Hinterende, tritt im Anfang der Infektion allein auf, verschwindet später, ist 11—13 μ lang, 0,8—1 μ breit. Vermehrt sich durch Zweiteilung (Fig. 505). 2. Die „lange Form" von schlankerer Gestalt mit langer Geißel, gut entwickelter, undulierender Membran. Sehr lebhaft beweglich. 26—30 μ lang, 1,6—2 μ breit; Blepharoplast 1,6—3,2 μ vor dem Hinterende. Tritt erst wenige Tage vor dem Tode des Wirts in größerer Menge auf. Vermehrt sich

ebenfalls durch Zweiteilung. 3. Die „stumpfe Form“ hat die Eigenschaften der Kaulquappenform in gesteigertem Maß. Die Form ist breiter abgestutzt, kurz und dick, die Geißel ist sehr kurz. Körperlänge 16—19 μ, Breite 3,4—3,5 μ. Der Blepharoplast liegt dicht am Hinterende (Fig. 505). Tritt hauptsächlich bei „mittlerer Krankheitsdauer“ auf. Teilung der stumpfen Formen ist noch nicht beobachtet worden. Diese Individuen sind viel widerstandsfähiger als die beiden anderen Formen. Nach neueren Untersuchungen wird vielfach angenommen, daß T. dimorphon Dutton und Todd auf Grund einer Mischinfektion beschrieben sei, und daß jener Stamm zusammengesetzt gewesen sei aus T. dimorphon s. str. nach der Beschreibung von Laveran und Mesnil, T. Cazalboui Lav. und T. Pecaudi Lav. Das eigentliche T. dimorphon sei eine Form ohne freie Geißel, welche nur gelegentlich auftrete. Infolge der entstandenen Verwirrung hat Bruce Benennung des bei Haustieren weit verbreiteten kleinen Trypanosomas des tropischen Afrikas mit dem Namen T. pecorum Bruce und Mitarbeiter vorgeschlagen, dies wurde bisher von wenig Autoren angenommen. Neuerdings nahmen Laveran und Mesnil an, daß

Fig. 505. Fig. 506.

Fig. 505. Trypanosoma dimorphon. Vergr. ca. 2000. (Nach Laveran.)

Fig. 506. Trypanosoma congolense oder nanum. Vergr. 2000. (Nach Yorke und Blacklock.)

T. pecorum eine besondere Art ist. In die Nähe gehört auch T. nanum Lav. aus Rindern, Maultieren und Eseln, im Sudan und Uganda, welches nur 11—16 μ Länge erreicht, ferner das T. congolense Broden, welches bei Rindern und anderem Vieh am Kongo von Broden und Rodhain untersucht wurde und nach Laveran 10 bis 13 μ mißt; zu dieser Art rechnet Theiler eine Form, welche er bei Rindern aus dem Limpopogebiet und Zululand fand. T. nanum und congolense werden nach Versuchen verschiedener Autoren durch Gl. morsitans übertragen. Schließlich ist hier T. Pecaudi Lav. aus Vieh der verschiedensten Teile Afrikas zu erwähnen, eine sehr verbreitete und wichtige Form (vgl. S. 498), welche noch stärkere Unterschiede zwischen zwei Typen zeigt, als T. dimorphon. Sie wird durch Glossina palpalis, tachinoides und longipalpis übertragen. Doch ist von all den genannten Viehparasiten noch unsicher, wie sie abzugrenzen sind und ob sie selbständige Arten darstellen.

T. dimorphon wurde im Blut von Pferden in Gambia entdeckt, bei denen es eine besondere Krankheit verursacht (Dutton und Todd). Es befällt auch andere Tiere, so Rinder, Schafe, Hunde. Nach Roubaud wird die Art durch Glossina palpalis übertragen, aber auch durch longipalpis und tachinoides. Auch in Französisch-

Guinea, am Kongo, in Rhodesia und an vielen anderen Orten des tropischen Afrika ist es nachgewiesen. Künstliche Uebertragung auf Mäuse, Ratten, Meerschweinchen, Kaninchen, Hunde, Rinder, Ziegen, Schafe und Affen ist gelungen.

Neuerdings wird von manchen Forschern bezweifelt, daß T. dimorphon eine besondere Form sei, und es wird vermutet, daß ihrer Diagnose eine Mischinfektion zugrunde liege.

### 7. Trypanosoma vivax Ziem.

1903 Ziemann, H., Vorläufiger Bericht über das Vorkommen der Tsetsekrankheit in den Küstengebieten Kameruns. In: Deutsche med. Wochenschr. 1903. No. 15.
1905 Ziemann, H., Beitrag zur Trypanosomenfrage. In: Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 38. p. 307—317 und 429—447.

In Kamerun wurde von Ziemann ein Trypanosoma entdeckt, welches dem Surraparasiten durch seine Lebhaftigkeit im mikroskopischen Gesichtsfeld gleicht. Auch ist es morphologisch nicht zu unterscheiden. Länge 18—30 μ (meist ca. 23,7 μ), Breite 2—2,5 μ. Der Blepharoplast liegt in der Nähe des meist (?) etwas zugespitzten Hinterendes. Es soll sehr gleichartig auftreten und keinen Dimorphismus zeigen (Bruce und Mitarbeiter). (Fig. 507.)

Fig. 507. Fig. 508.

Fig. 507. Trypanosoma vivax Ziemann. Vergr. 2000. (Nach Yorke und Blacklock.)

Fig. 508. Trypanosoma vivax Ziemann. Vergr. 2000. (Nach Lühe.)

Zuerst im Küstengebiet Kameruns bei Rindern, Schafen und Ziegen entdeckt. Als Ueberträger wirken Glossinen, z. B. G. morsitans, G. palpalis und tachinoides, doch auch als direkte Ueberträger Tabaniden, Stomoxys und Lyperosia (Pecaud, Bouffard, Montgomery).

Von verschiedenen Autoren, so von Bruce, wird angenommen, daß T. Cazalboui Lav. mit T. vivax Ziem. identisch sei, was von französischen Autoren bestritten wird. T. Cazalboui kommt im Sudan beim Vieh vor, ist jedenfalls sehr weit im zentralen Afrika verbreitet (Rhodesia, Uganda, Ostafrika, Kongostaat). Bruce hat T. vivax auch in Antilopen gefunden. Für identisch mit T. Cazalboui wird ferner T. angolense Broden erklärt. T. Cazalboui wird durch verschiedene Glossinen, so G. palpalis, im Experiment auch tachinoides, morsitans und longipalpis übertragen. T. vivax und T. Cazalboui entwickeln sich nach den übereinstimmenden Angaben verschiedener zuverlässiger Autoren nur im Rüssel und Hypopharynx der Tsetsen.

Nahestehen soll nach Bruce ferner T. uniforme (Bruce und Mitarbeiter) aus Rindern in Uganda; es ist aber kleiner als dieses, indem es nur 12—19 μ lang ist.

Wie über die Formen der T. dimorphon-Gruppe, so herrscht auch über die Viehparasiten der T. vivax-Gruppe große Unklarheit, und es finden sich über sie in der Literatur manche Kontroversen, welche sicherlich zum großen Teil darauf zurückzuführen sind, daß es zurzeit unmöglich ist, die Arten hinreichend genau zu kenn-

zeichnen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß es sich nur um verschiedene Rassen einer Art handelt, welche den Namen T. vivax Ziemann zu führen hat.

**8. Trypanosoma equiperdum** Doflein. Der Erreger der Beschälseuche.

1900 Nocard, in: Bullet. Acad. médecine. Paris. (Juli.)
1901 Trypanosoma equiperdum Doflein, F. In: Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. 1. Aufl. Jena. p. 66.
1901 T. rougeti Laveran und Mesnil. In: C. R. Acad. des Sci. Paris. Vol. 133. p. 131.

Welche Beziehungen das hier zu schildernde Trypanosoma zu Tr. Brucei hat, ist immer noch nicht genau festzustellen. Es ist nach der Beschreibung Rougets, Schneider und Bouffards, Laveran und Mesnils demselben in vielen Punkten sehr ähnlich. Das haben bisher alle Forscher bestätigt. Laveran und Mesnil heben als Unterschiede hervor: große Beweglichkeit des Hinterendes, welches manchmal spitz, manchmal stumpf, manchmal zweigespalten erscheint; das Plasma färbt sich bei Exemplaren aus dem Pferd sehr gleichmäßig, Granulationen, welche Farbe annehmen, fehlen fast ganz, während sie bei Exemplaren, welche in Mäusen gezüchtet waren, massenhaft auftreten. Eine Vakuole neben dem Blepharoplasten ist ziemlich regelmäßig nachweisbar, wird allerdings von manchen als Kunstprodukt angesehen (vgl. auch die Figg. 455 A—G, S. 480).

Fig. 509. Trypanosoma equiperdum Doflein. Vergr. 2000. (Nach Yorke und Blacklock.)

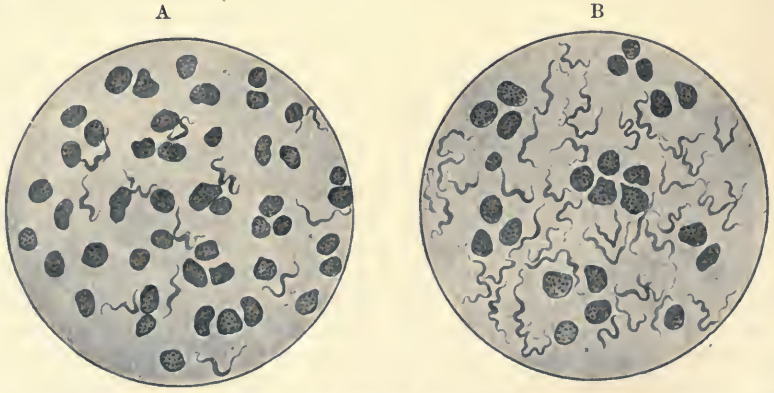



Fig. 510 A und B. Trypanosoma equiperdum. Blut einer damit infizierten Ratte. A nach 4 Tagen, B nach 8 Tagen.

Die Länge des Parasiten beträgt 18—28 μ (meist 25—28 μ), seine Breite 2—2,5 μ.

Die Bewegung ist ähnlich, wie wir das für T. Brucei angaben, im mikroskopischen Präparat eine lebhafte Schlängelung in loco.

Bei der rapiden Entwicklung der Krankheit nach Neuinfektion kann man im Blut neben normalen Zweiteilungen multiple Teilungs-

formen feststellen, welche aber stets nach dem Typus der Längsteilung vor sich gehen.

Trypanosoma equiperdum erzeugt die Dourine oder Beschälseuche, eine Krankheit der Pferde (und Esel).

Die natürliche Infektion geschieht hauptsächlich durch den Coitus; doch kann sie wahrscheinlich auch durch die Schleimhautexsudate verschiedener Organe, welche zahlreiche Trypanosomen enthalten, und vielleicht auch durch Stechfliegen erfolgen.

Die künstliche Infektion gelingt außer mit den üblichen Methoden auch durch die gesunden Schleimhäute hindurch nach Auftropfen trypanosomenhaltiger Flüssigkeit. Die Uebertragung durch den Coitus ist ebenfalls im Experiment kontrolliert worden. Künstliche, mechanische Uebertragung ist auch durch verschiedene Insekten erzielt worden.

Hunde und Kaninchen sind sehr empfänglich. In deren Blut kann das Trypanosoma in ungeheuren Mengen vorhanden sein; denn es vermehrt sich sehr rasch, wie Fig. 510 veranschaulicht. Trypanosomenfreie Ratten wurden von Rouget infiziert und zeigten nach 4 Tagen eine mäßige Zahl von Parasiten, nach 8 Tagen aber in einem Gesichtsfeld mehr Parasiten als Blutkörper. Die Virulenz des Parasiten besonders für Ratten und Mäuse scheint großen Schwankungen unterworfen. Affen und Wiederkäuer zeigten sich bei früheren Versuchen vollkommen unempfänglich, bei starkem Virus gelingt aber auch ihre Infektion.

Die Dourine ist heutzutage noch in den Ländern um das Mittelmeer herum sehr verbreitet: in Algerien, Tunis, Marokko, Syrien, Kleinasien, Persien und der Türkei, Südrußland, den Donauländern und in Spanien. Früher war sie in ganz Mitteleuropa häufig, auch in Deutschland, Schweiz, Oesterreich etc. bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts. Neuerdings soll die Dourine nach Nordamerika, Chile und Java verbreitet worden sein. In neuester Zeit (1908) ist sie auch in Deutschland wieder eingeschleppt worden.

### 9. **Trypanosoma equinum** Voges. Der Erreger des Mal de Caderas.

1901 Trypanosoma equinum Voges. In: Berlin. tierärztl. Wochenschr. 3. Okt.
1902 Trypanosoma Elmassiani Lignières, Contribution à l'étude du mal de Caderas. In: Revista de la Sociedad medica argentina. Vol. 10. p. 481.
Ferner: Elmassian und Migone, Sur le Mal de Caderas ou Flagellose parésiante des Equidés Sud-americains. In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 17. 1903. p. 241.

Auch dieses Trypanosoma ist in Größe und Bau dem T. Brucei sehr ähnlich. Seine Länge beträgt 20—30 μ (meist ca. 25 μ), seine Breite 1,5—4 μ. Die Geißel hat eine Länge von 4—5 μ. Als besonders charakteristisch wird die auffallende Kleinheit des Blepharoplasten bezeichnet. Das Hinterende ist nicht sehr formbeständig, es erscheint bald abgerundet, bald zugespitzt.

T. equinum findet sich im Blut von Pferden, welche an dem in Südamerika verbreiteten Mal de Caderas, der Kreuzlähme, leiden. Auch in Eseln, Mauleseln, Rindern und Wasserschweinen (Hydrochoerus capybara Erxl.) ist es nachgewiesen worden. Letztere sollen ein auffallendes Sterben zeigen, jedesmal, wenn eine Mal-de-Caderas-Epizootie unter den Pferden ausbricht. Migone hat bei den kranken Capybaren Trypanosomen nachgewiesen.

Die natürliche Uebertragung ist noch unbekannt, doch werden auch in diesem Fall Stechfliegen, und zwar Tabaniden und Stomoxys, beschuldigt.

Künstliche Uebertragung ist gelungen auf die besonders empfänglichen Mäuse, Ratten, Hunde, ferner auch Kaninchen, Meerschweinchen, Katzen, Affen, Hydrochoerus capybara, schließlich Rinder, Schweine, Schafe und Ziegen, welch letztere aber viel leichter erkranken und oft genesen, während die anderen Tiere, besonders die Pferde, der Infektion regelmäßig erliegen. Auch auf den Affen Nyctipithecus felinus gelang die Uebertragung.

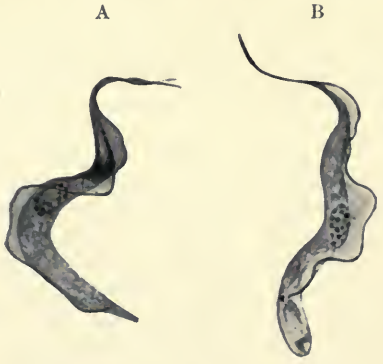



Fig. 511 A und B. Trypanosoma equinum Voges. Vergr. 3000. (Nach Lühe.)

Die Krankheit ist in Südamerika weit verbreitet, in Argentinien und Paraguay, wo der Erreger von Elmassian zuerst entdeckt wurde, in Chile, Uruguay (?), Brasilien, Bolivia.

Neuerdings sind in Amerika noch weitere Trypanosomen bei Pferden gefunden worden, welche für verschieden von T. equinum erklärt werden, so in Panama, bei aus Nordamerika eingeführten Maultieren, Trypanosoma hippicum Darling, welches von den einen als T. dimorphon, von Laveran als T. Evansi ähnlich beschrieben wird. Es ist 18—28 μ lang, 1,5—3 μ breit, die Geißel mißt 4—6 μ. Die von ihnen erzeugte Krankheit wird als Murrina bezeichnet. In Venezuela wurde in Pferden Trypanosoma venezuelense Mesnil gefunden.

**10. Trypanosoma gambiense** Dutton. Der Erreger der Schlafkrankheit.

1902 T. gambiense Dutton, Note on a trypanosoma occurring in the blood of man. In: Brit. med. Journ. 1902. II. 20. Sept. p. 881 und in: Journ. of tropical Medic. Vol. 5. 1. Dec. 1902. p. 362.
1903 T. hominis Manson, P., Trypanosomiasis on the Congo. Report of several cases of infection. In: Journ. of tropical Med. Vol. 6. p. 85.
1903 T. fordii Maxwell-Adams, Trypanosomiasis and its cause. Brit. med. Journ.
1903 T. gambiae Maxwell-Adams, Trypanosomiasis and its cause. Brit. med. Journ.
1903 T. ugandense Castellani, A., Researches on the etiology of sleeping sickness. In: Journ. of tropical Med. Vol. 6. 1. Juni 1903. p. 167. — Ferner: Trypanosoma and sleeping sickness. Reports Sleep. Sickn. Comm. Roy. Soc. No. 1 and 2. 1903.
1903 T. Castellanii Kruse, Ueber das Trypanosoma Castellani, den Erreger der Schlafkrankheit. In: Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellsch. f. Natur- und Heilk. Bonn. Mai 1903.
1908 T. gambiense Minchin, E. A., Investigations on the Development of Trypanosomes in the Tsetseflies and other Diptera. In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 52. p. 159. (Daselbst ist die wichtigste Literatur.)

Als Parasit des Menschen hat dies Trypanosoma die größte Wichtigkeit erlangt, besonders seitdem man erkannte, daß der zunehmende Verkehr in Afrika eine bedrohliche Verbreitung der Krankheit zur

Folge hatte. Die Entdeckung des Trypanosomas als Krankheitserreger beim Trypanosomenfieber ist Dutton, bei der Schlafkrankheit Castellani zu verdanken. Während man früher kurze Zeit annahm, daß es sich um zwei verschiedene Arten handle, ist man jetzt zur Ueberzeugung gekommen, daß es sich um eine einzige Trypanosomenart handelt.

Auch T. gambiense ist dem T. Brucei sehr ähnlich. Doch ist das Hinterende meist weniger abgerundet, mehr kegelförmig zugespitzt, jedenfalls in der Form wechselnd, was auf die große Metabolie des Hinterendes zurückzuführen ist. Der Kern ist groß und in der Mitte des Körpers gelegen. Der Blepharoplast ist oval, während er bei Brucei stets rund sein soll. Auch bei dieser Form ist die Vakuole neben dem Blepharoplasten meist deutlich. Die freie Geißel ist meist deutlich in ca. $^1/_3$ der Körperlänge entwickelt.

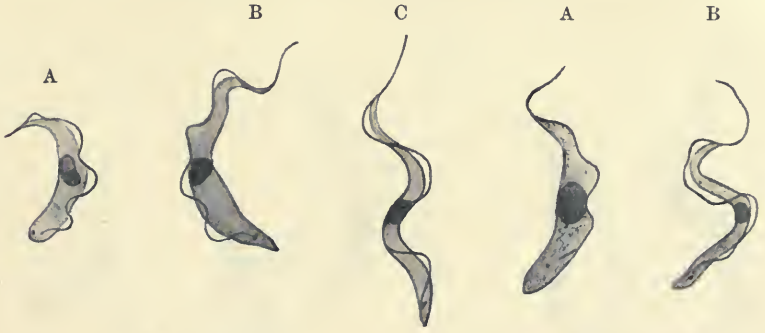



Fig. 512 A—C. Fig. 513 A und B.

Fig. 512 A—C. Die drei Haupttypen von Trypanosoma gambiense Dutton. A Kurze, stumpfe Form mit kurzer Geißel. B Intermediäre Form. C Schlanke Form mit langer Geißel. A und B aus dem Blut infizierter Affen, C aus der Cerebrospinalflüssigkeit eines Menschen. Vergr. 1600. (Nach Minchin.)

Fig. 513 A und B. Trypanosoma gambiense. Aus dem Magen von Glossina palpalis 24 Stunden nach der Infektion. A Stumpfe, B schlanke Form. Vergr. 1600. (Nach Minchin.)

Die Länge beträgt 15—30 μ, die Breite 1,4—2 μ. Die Trypanosomen zeigen im mikroskopischen Präparat eine geringe Beweglichkeit.

Nur zeitweise findet sich im strömenden Blut des schlafkranken Menschen T. gambiense in größeren Mengen. In der Regel ist es da nur in geringer Zahl, oft auch gar nicht nachweisbar, dagegen in größerer Anzahl in den Lymphdrüsen und in der Cerebrospinalflüssigkeit. Gerade bei dieser Form wollte man mit besonderer Deutlichkeit sexuell differenzierte und indifferente Formen unterscheiden. Mehr und mehr hat man sich aber davon überzeugt, daß es sich auch hier um Wachstumsstadien und eventuell um unter dem Einfluß der Lebensbedingungen abgeänderte Individuen handelt. Salvin-Moore, Breinl und Fantham haben auch bei dieser Form jene abgekugelten Dauerstadien (vgl. S. 483) beobachtet und machen sie für Rezidive der Krankheit verantwortlich.

T. gambiense und die von ihm verursachte Krankheit (Trypanosomenfieber und Schlafkrankheit des Menschen) sind im tropischen Afrika gegenwärtig weit verbreitet. Schon lange war die Schlafkrankheit an der Westküste von Afrika bekannt, sie ist auch schon von

dort nach Westindien (Martinique) verschleppt gewesen. Ihre gegenwärtige erschreckende Ausbreitung folgt aber in Afrika den Karawanen- und Handelsstraßen und ging von Westen nach Osten, vor allem vom Kongogebiet zu dem Gebiet der großen Seen. Dabei faßte die Krankheit an vielen Orten festen Fuß und wurde endemisch, während sie früher z. B. in Martinique erloschen war. Nun hat sich gezeigt, daß ihre Ausbreitung (ähnlich wie bei Trypanosoma Brucei) gebunden ist an das Vorkommen von Tsetsefliegen. Und zwar ist die wichtigste Ueberträgerin der Schlafkrankheit, wie sich immer sicherer herausstellt, die Glossina palpalis (vgl. unten). Vielleicht kommen außerdem Glossina fusca und G. tachinoides, letztere vor allem im Norden, im Tschadseegebiet, in Betracht. Doch ist dies nicht sicher, während mit G. palpalis schon zahlreiche künstliche Uebertragungen (auf Affen) gelungen sind. Neuerdings ist nach-

Fig. 514 A und B.

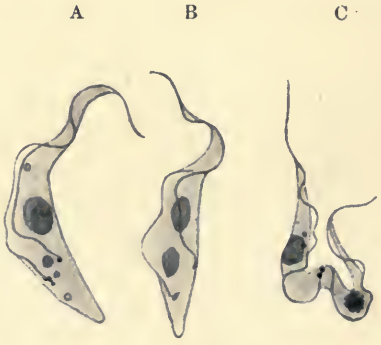



Fig. 515 A—C.

Fig. 514 A und B. Trypanosoma gambiense. Aus Glossina palpalis 72 Stunden nach der Infektion. Vergr. 1600. (Nach Minchin.)

Fig. 515 A—C. Teilungsstadien von Trypanosoma gambiense aus dem Verdauungstraktus von Stechfliegen. A und B Teilungsstadien der stumpfen Form. C Teilungsstadium der schlanken Form. A und B aus Stomoxys, C aus Glossina palpalis. Vergr. 1600. (Nach Minchin.)

gewiesen worden, daß auch die gewöhnliche Tsetsefliege (G. morsitans) die Uebertragung vermitteln kann (Kleine).

Künstliche Uebertragung durch Injektion gelingt besonders leicht bei Affen: Cercopithecusarten, auch Cebus, ferner Halbaffen, Hunden, Katzen, Ratten, Mäusen, Meerschweinchen, Kaninchen, Murmeltieren, Igeln, Pferden und Eseln, Rindern, Schafen, Ziegen.

Sehr bemerkenswert ist, daß besonders bei Huftieren, aber auch bei Raub- und Nagetieren die Erkrankungen sehr leicht sind, oft erst nach langer Zeit oder gar nicht zum Tod führen. Paviane (Cynocephalen) erwiesen sich als ganz unempfänglich, ebenso Cercopithecus fuliginosus und das Schwein. Große Schwankungen in der Virulenz sind beobachtet worden.

Die Untersuchungen über die Rolle der Tsetsefliegen bei der Uebertragung der Trypanosomen wurden besonders eingehend an Glossina palpalis durchgeführt. Die zahlreichen Fehlerquellen brachten es mit sich, daß lange Zeit die Angaben hin und her schwankten, zum Teil sich direkt widersprachen. Heute aber ist ein ziemlich sicheres

Gesamtergebnis erzielt, welches wir in folgendem zusammenfassen wollen:

Sogenannte mechanische Uebertragung kommt sehr selten vor; wir verstehen unter dieser Bezeichnung Uebertragung der an Mundteilen und etwa in den Anfangsteilen des Darms haftenden Trypanosomen, kurz nachdem die Fliege an dem infizierten Tier gesaugt hat. Befällt sie ein neues Tier sofort nach einem unterbrochenen Saugakt an einem kranken Tier oder höchstens 1—2 Stunden danach (Bruce und Mitarbeiter), so kann Uebertragung vorkommen.

Das ist aber eine Ausnahme; normalerweise wird eine Tsetse erst dann infektiös, wenn nach dem infizierenden Saugakt eine gewisse Zeit vergangen ist, während deren das Trypanosoma eine gewisse Entwicklung in der Fliege durchgemacht hat. Um sichere Resultate zu

Fig. 516 a—d. Die charakteristischen Formen von Trypanosoma gambiense im Darm von Glossina palpalis (a—c) und in deren Rüssel (d). Vergr. etwa 2000. (Nach Kleine und Taute.)

erhalten, wurden zu den neueren Versuchen nur Fliegen verwandt, welche aus Puppen im Laboratorium gezüchtet waren und somit keine Gelegenheit hatten, sich im Freien an Wild usw. zu infizieren.

Bei den meisten Fliegen verschwinden in den ersten Tagen alle Trypanosomen aus dem Darm, nur bei einem geringen Prozentsatz entwickeln sie sich nach anfänglicher starker Verminderung von neuem. Dann findet man in den Glossinen alle jene schon geschilderten Formen, aber auch hier hat sich kein geschlechtlicher Akt nachweisen lassen. Bruce und seine Mitarbeiter und vor allen Kleine haben in neuerer Zeit viel zur Aufklärung der Uebertragungsvorgänge und der Entwicklung des Trypanosomas in der Fliege beigetragen. Beistehende Abbildung (Fig. 516) zeigt die wichtigsten Formen, welche in den Glossinen, und zwar in deren Darm, aus der Blutform des T. gambiense hervorgehen. Es handelt sich wieder um plumpe kurze und lange schlanke Formen, daneben um

eine Form mit auffallend geschichtetem Kern. Doch finden sich während der ganzen Zeit auch Formen, welche von den Blutbewohnern nicht zu unterscheiden sind (Fig. 514 A).

Welche Bedeutung die Umwandlungen der Trypanosomen in der Fliege haben, ist noch nicht erkannt. In späteren Stadien der Infektion findet man die Trypanosomen nach einigen Untersuchern im Rüssel, nach anderen in den Speicheldrüsen der Fliege. Kleine und Taute sind aber der Ansicht, daß diese Vorkommnisse keine Bedeutung haben. Die wesentliche Quelle für alle Neuinfektionen seien die reichlich im Darm vorhandenen Trypanosomen, welche beim Saugakt infolge ihrer negativen Rheotaxis dem Blutstrom entgegen in den neuen Wirt einwanderten.

Die Tatsache, daß eine nichtinfektiöse Periode dem infizierenden Saugakt der Fliege folgt, worauf die Fliege wahrscheinlich für den ganzen Rest ihres Lebens zu einem gefährlichen Ueberträger der Schlafkrankheit wird, weist jedenfalls darauf hin, daß irgendwelche Umwandlungen am Trypanosoma während dessen Entwicklung im Körper der Fliege vor sich gehen. Während der nichtinfektiösen Periode sind nämlich die auch dann vorhandenen Trypanosomen für sonst sehr empfängliche Tiere nicht virulent, um es nach Ablauf der etwa 20 Tage wieder zu werden.

Allem Anschein nach wird also die Schlafkrankheit normalerweise regelmäßig durch Glossina palpalis übertragen, wobei gewisse uns noch unbekannte Vorgänge, welche eine bestimmte Zeit beanspruchen, im Körper der Fliege ablaufen müssen.

Doch ist zu betonen, daß gelegentlich auch andere Uebertragungsformen in Betracht kommen können. Wie die Glossinen kurz nach dem Blutsaugen die Trypanosomen rein mechanisch zu übertragen vermögen, so können dies auch eine Anzahl anderer Blutsauger: Stomoxys, ferner Stegomyia, Mansonia und andere Anophelinen, vielleicht auch Flöhe etc. Es ist dies experimentell nachgewiesen worden, und wir müssen diese Annahme machen, um gewisse Hausepidemien zu erklären, welche in Gegenden gefunden wurden, welche von Glossina palpalis frei waren.

Auch ist in einer Reihe von Fällen gezeigt worden, daß die Schlafkrankheit beim Coitus vom Mann auf die Frau, eventuell auch umgekehrt übertragen werden kann.

Von Wichtigkeit ist ferner folgendes: Da in menschenleeren Gebieten, z. B. in wegen der Schlafkrankheit künstlich entvölkerten Gegenden, die Fliegen aus der Wildnis zu infizieren vermögen, glaubte man zuerst, daß sie lange (ca. 2 Jahre) leben und so lange die Infektion dauernd vermitteln könnten. Neuerdings haben aber Bruce und seine Mitarbeiter nachgewiesen, daß Rinder und Antilopen, ohne selbst schwer krank zu sein, T. gambiense in sich beherbergen können, so daß solche Tiere eventuell in menschenverlassenen Gegenden ein Reservoir der Seuche darstellen.

Auch experimentell ist ja nachgewiesen worden, daß sich Huftiere, auch Haustiere, leicht mit T. gambiense infizieren lassen, daß diese Art aber für sie viel weniger virulent ist als T. Brucei.

Dies hat neuerdings dazu geführt, die Frage aufzuwerfen, ob nicht T. gambiense und T. Brucei einander näher stehen, als man bisher meist annahm. Nun steht fest, daß in vielen Gegenden, obwohl das Vieh massenhaft an T. Brucei erkrankt ist und obwohl die Menschen

dort viel von den infizierten Glossina morsitans gestochen werden, keine Schlafkrankheit vorkommt.

Neuerdings sind aber in Nord-Rhodesia und im Nyassaland Fälle von Trypanosomenerkrankung beim Menschen beobachtet worden, welche in Gegenden auftreten, in denen Glossina palpalis vollkommen fehlt. Die betreffenden Menschen waren nie in Palpalis-Gebiete gekommen.

Nun sind manche Autoren geneigt, diese Fälle dadurch zu erklären, daß sie annehmen, daß in Afrika beim Menschen doch, wie früher schon eine Zeitlang vermutet wurde, zwei pathogene Trypanosomenarten vorkommen. Die eine davon könne auch durch Glossina morsitans übertragen werden. Und nun haben neuerdings Stephens und Fantham einen aus Rhodesia herrührenden Stamm von menschlichen Trypanosomen untersucht, der sich in vielen Punkten von dem typischen T. gambiense unterschied.

T. rhodesiense St. u. Fth. ist bedeutend vielgestaltiger als T. gambiense; es finden sich lange und schlanke Formen mit in der Mitte des Körpers liegendem Kern, hinten gelegenem Blepharoplast und

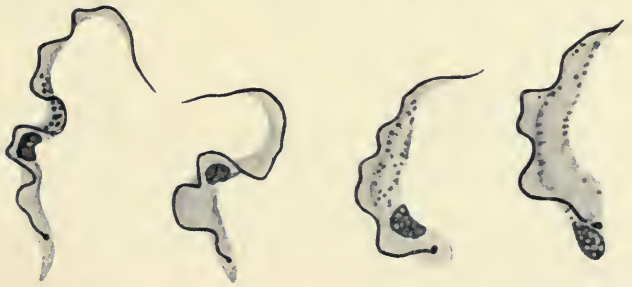


Fig. 517. Trypanosoma rhodesiense St. u. F. Versehiedene Typen. Vergr. 1500. (Naeh Stephens und Fantham.)

langer Geißel und daneben kurze, stumpfe Formen, deren Kerne am Hinterende nahe bei dem Blepharoplast, ja hinter diesem liegen können, geißellos, mit schwacher undulierender Membran. Zwischen beiden Typen gibt es alle Uebergänge. Die kleinen, stumpfen Formen findet man im Prozentverhältnis von 4—6 auf 100 längliche bei vorgeschrittener Infektion. Die schlanken Individuen messen 17—21 μ in der Länge, 2—3 μ in der Breite, die stumpfen 10 und 13 μ auf 3—4 μ. T. rhodesiense erinnert morphologisch sehr an T. Pecaudi, ist aber virulenter für Laboratoriumstiere und unterscheidet sich auch in den Reaktionen.

Nach den bisherigen Feststellungen, z. B. den Forschungen von Knighorn und Yorke, scheint es, daß T. rhodesiense tatsächlich eine besondere Form ist, welche sich von T. gambiense unterscheidet. Sie wird von Glossina morsitans übertragen; diese Fliege ist z. B. im Luangwatal zu 5 Proz. mit T. rhodesiense infiziert. Auch dies Trypanosom findet sich in Wildarten, so in Antilopen, Warzenschweinen usw., welche somit ein Reservoir für Neuinfektionen darstellen.

Durch die Entdeckung des T. rhodesiense wird nach meiner Meinung die Bedeutung der von Kleine u. a. festgestellten Tatsache, daß T. gambiense von verschiedenen Glossinen, u. a. auch G. morsitans übertragen werden kann, nicht herabgesetzt. Von neuem

sehen wir die Frage nach der Veränderlichkeit und Abgrenzbarkeit der Trypanosomenarten vor uns auftauchen.

Anhang:

## Die Trypanosomen aus Tsetsefliegen und anderen Insekten.

### 11. Trypanosoma Grayi Novy.

1906 Novy, The trypanosomes of Tsetseflies. In: Journ. Inf. Diseases. Vol. 3. May 1906. p. 394.
1906 Minchin, Gray and Tulloch, Glossina palpalis in its relation to Trypanosoma gambiense and other Trypanosomes. In: Proc. Roy. Soc. London. Vol. 78. p. 242.

Fast gleichzeitig beschrieben Novy und Minchin in Blut aus dem Darm von Glossina palpalis eine Trypanosomenform, welche zuerst von Gray und Tulloch aufgefunden worden war, und welche bei ihrer Entdeckung großes Aufsehen erregte. In ihrem ganzen Bau schien sie an die verschiedenen Formen anzuknüpfen, unter denen T. gambiense im Darm einer G. palpalis in den ersten Tagen nach dem Saugen an infizierten Tieren auftritt.

Vor allem ist T. Grayi, wie diese Form benannt wurde, außerordentlich vielgestaltig. Nicht nur, daß es verschiedene Typen langer und kurzer, aber dicker und schlanker und dünner Formen gibt, auch deren gesamte Umrisse, Färbbarkeit und die Länge von Kern und Blepharoplast zeigen sehr große Verschiedenheiten. Wie groß die Verschiedenheiten sind, zeigt ein Blick auf die Figg. 518—521 und vor allem auf die in Fig. 522 abgebildete Riesenform des schlanken Typus. Die Maße schwanken zwischen 20 μ bei den kleinsten und 100 μ bei den großen Individuen.

Sehr großen Schwankungen ist vor allem die Ausbildung der undulierenden Membran unterworfen, welche bald in prachtvoller Entwicklung vorhanden ist, bald fast vollkommen fehlt, so daß Formen vorliegen, welche sehr an Herpetomonas erinnern.

Die herpetomonasähnlichen Formen sah Minchin (allerdings nur im gefärbten Präparat) in allen Uebergängen zur Cystenbildung, welche ganz ähnlich vor sich geht, wie die von Prowazek für Herpetomonas geschilderte „Schleimcysten"-Bildung. Diese Cysten fand Minchin im Enddarm der Fliege; er glaubte daher, daß sie zur Neuinfektion dienen, und glaubt, daß T. Grayi aus einem Wirbeltier, wahrscheinlich einem Vogel, in die Fliege gerät. Nach den neueren Untersuchungen von Kleine und Taute stammt T. Grayi jedoch aus kaltblütigen Tieren, vorwiegend aus Krokodilen, und ist von dem großen Krokodiltrypanosoma abzuleiten. Nach diesen Autoren sind zur Infektion der Fliegen untereinander durch Fressen des Kotes die Cysten nicht notwendig, da der frische Kot lebhaft bewegliche Trypanosomen in Menge enthält.

Ursprünglich nahm Minchin an, daß die von ihm beschriebenen Formen, welche er jetzt zu T. Grayi rechnet, Stadien des Schlafkrankheittrypanosoma seien.

Bemerkenswert ist die von Kleine bestätigte Beobachtung Minchins, Grays und Tullochs, daß Serum resp. gesaugtes Blut von Ziegen tödlich für T. Grayi ist, während es von T. gambiense ohne Schaden vertragen wird.

Fig. 518 A—C.

Fig. 519.

Fig. 520 A und B.

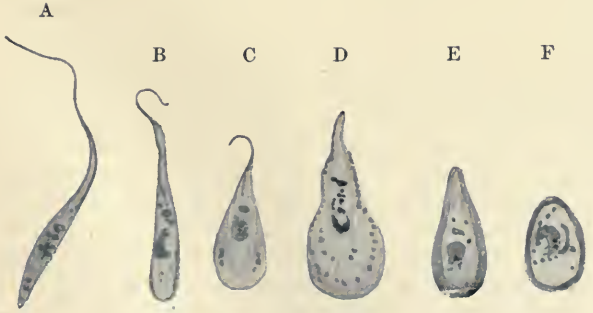



Fig. 521 A—F.

Fig. 522.

Fig. 518 A—C. Trypanosoma Grayi Novy. A Gewöhnliche, schlangenähnliche Form. B Gewöhnliche kaulquappenähnliche Form. C Teilungsstadium (ungleichhälftige Teilung). Vergr. 1600. (Nach Minchin.)

Fig. 519. Trypanosoma Grayi Novy. Abgekugeltes Individuum. Vergr. 1600. (Nach Minchin.)

Fig. 520 A und B. Trypanosoma Grayi Novy. A und B zwei Exemplare der schlanken, rasch beweglichen Form. (Nach Minchin.)

Fig. 521 A—F. Stadien der Encystierung der „Herpetomonasstadien" von Trypanosoma Grayi. Vergr. 1600. (Nach Minchin.)

Fig. 522. Riesenindividuum der schlanken Form von Trypanosoma Grayi. Vergr. 2000. (Nach Minchin.)

Eine andere in den Tsetsefliegen beobachtete Trypanosomenform wurde von Minchin für eine weitere selbständige Art gehalten und Trypanosoma Tullochii genannt; von dieser nehmen jetzt manche Forscher, z. B. Kleine und Taute, an, daß sie in den normalen Formenkreis des T. gambiense gehöre.

---

Auch aus anderen Arthropoden sind schon einige Trypanosomen beschrieben worden. Wenn wir von den manchmal sehr trypanosomenähnlichen Herpetomonas-Arten absehen, so handelt es sich fast ausschließlich um blutsaugende Wirte. Ich hebe besonders hervor: Trypanosoma Christophersi Novy und MacNeal aus Hundezecken, in Indien gefunden.

Es ist natürlich fraglich, ob in den Blutsaugern diese Trypanosomen nicht aus irgendeinem angesaugten Wirbeltier stammen. Da ist es bemerkenswert, daß auch in nichtblutsaugenden Dipteren solche Formen vorkommen. So wurde von Chatton und Léger T. drosophilae aus der Fliege Drosophila beschrieben. Auch diese bildet wie das Glossinentrypanosoma eine Cyste mit schleimiger Hülle. Nach unseren früheren Darlegungen (S. 508) ist es natürlich möglich, daß alle diese Trypanosomenformen aus Arthropoden nur durch Bedingungen der Umgebung aus Herpetomonasformen hervorgegangen sind.

## E. Trypanosomen aus Affen.

Es ist wegen praktischer Gesichtspunkte wichtig, hervorzuheben, daß auch in Affen schon wiederholt Trypanosomen gefunden wurden, und zwar sowohl in der alten als in der neuen Welt, bei Menschenaffen und niederen Affen. Ziemann fand in Kamerun ein dem T. Lewisi ähnlich sehendes Trypanosoma im Schimpansen (Arch. f. Schiffs- und Tropenhyg. Vol. 6. 1902. p. 362), Dutton, Todd und Tobey im Kongogebiet ein solches in Cercopithecus Schmidti, Kudicke in Ostafrika in Cercopithecus sp. Koch hatte angegeben, daß er in Ostafrika in Affen natürlich T. gambiense gefunden habe. Bei Macacus cynomolgus aus Asien wurde Trypanosoma Vickersae Brumpt als pathogene Form beschrieben (1909), bei Macacus rhesus (T. rhesi) im Zoologischen Garten in New York durch Terry (1911) gefunden. v. Berenberg-Gossler fand ein dem T. gambiense ähnliches im Blut eines aus Südamerika (Amazonasgebiet) stammenden Affen Ouacaria calva = Brachyurus calvus (ibid. Vol. 12. 1908. p. 541) (T. Prowazeki). Chagas hat in Südamerika in dem Krallenäffchen Hapale penicillata ein Trypanosoma (minasense Ch.) entdeckt, Brimont fand in einem Brüllaffen (Alouatta seniculus) ein Trypanosoma.

## F. Trypanosomen aus dem Blut von Vögeln.

Die in zahlreichen Vögeln vorkommenden Bluttrypanosomen haben durch die Arbeiten Schaudinns das größte Interesse der Zoologen und Mediziner gefunden. Heute können wir wohl mit aller Bestimmtheit annehmen, daß Schaudinn, durch Mischinfektionen der Vögel und der Stechfliegen getäuscht und durch theoretische Ueberlegungen voreingenommen, zu irrtümlichen Anschauungen gekommen ist. Seine falschen Deutungen waren hauptsächlich durch Kombination von Ent-

wicklungsstadien der Vogeltrypanosomen (T. noctuae [Sch.]) mit solchen der Hämogregarine Haemoproteus noctuae verursacht. Wir werden in einem späteren Abschnitt sehen, daß der Entwicklungskreis von Haemoproteus jetzt vollständig bekannt ist und keinerlei Zusammenhang mit Trypanosomen zeigt. Daher konnte an dieser Stelle gänzlich auf die Darstellung der Irrtümer Schaudinns verzichtet werden.

### 12. Trypanosoma avium Danilewsky em. Laveran.

1889 Danilewsky, B., La parasitologie comparée du sang. I. Nouvelles recherches sur les parasites du sang des oiseaux. Kharkoff.
1904 Laveran et Mesnil, Trypanosomes et Trypanosomiases. Paris.
1905 Novy and MacNeal, On the trypanosomes of birds. In: Journ. Inf. Diseases. Vol. 2. p. 256.

In zahlreichen Vögeln sind Trypanosomen vom regulären Typus beobachtet worden; sie sind von relativ schlanker Spindelform, an beiden Enden zugespitzt mit nach vorn gerichteter, wohlausgebildeter Geißel, deutlicher undulierender Membran, ovalem, in der Mitte des Körpers gelegenem Kern und kugeligem Blepharoplast, dessen Lage wechselt, versehen. Viele von ihnen sind wohl nur Abarten, eine genaue Umgrenzung der Formen steht noch aus. Trypanosomen aus Sperlingsvögeln, die einander in Form und Eigenschaften sehr ähnlich sind, bezeichnet man mit dem Namen T. avium Danilewsky.

Auch die Vogeltrypanosomen kommen in einer kleinen und einer großen Form gleichzeitig im Blut vor. Die kleine Form mißt mit Geißel 25—30 μ, wovon 8—12 μ auf die Geißel entfallen; die Breite beträgt 3,5—5 μ. Die große Form mißt mit der Geißel 50—85 μ, die Geißel allein 15—20 μ. Beide Formen sind nicht sehr beweglich, d. h. sie machen zwar intensive Körperbewegungen, aber sie sind nicht sehr geneigt, sich von der Stelle zu bewegen. Bei der großen Form ist Längsstreifung der Pellicula oft sehr deutlich, bei der kleinen weniger. Bei der großen Form liegt der Blepharoplast nahe beim Kern, bei der kleinen in der Nähe des Hinterendes, oft ganz nahe bei diesem.

T. avium wächst sehr gut in künstlichen Kulturen; selbst wenn die mikroskopische Untersuchung keine Trypanosomen im Blut zeigt, wachsen aus den wenigen vorhandenen Exemplaren oft starke Kulturen heran. Am 4. bis 6. Tag pflegen normalerweise die Kulturen sehr reich zu sein. In den Kulturen findet man „Vermehrungsrosetten“ und frei schwimmende Individuen. Erstere sind plump und dick und haben den Blepharoplast vor dem Kern, sie sind sehr wenig beweglich, meist ruhen sie vollkommen; letztere sind so schlank und dünn (30—60 μ lang und nur ca. $^1/_2$ μ breit), daß Novy und MacNeal sie „die Spirochätenstadien“ nennen. Doch sind es typische Trypanosomen mit langer Geißel, undulierender Membran, in der Mitte des Körpers gelegenem Kern und hinter dem Kern, in der Mitte zwischen ihm und dem Hinterende, gelegenem Blepharoplast. Sie sind sehr lebhaft beweglich.

Mit Kulturen gelingt es, Vögel zu infizieren. Trypanosoma avium ist in vielen Passeres in verschiedenen Gegenden der Erde gefunden worden.

Als Ueberträger der Vogeltrypanosomen kommen wohl in erster Linie Schnaken (Culiciden) in Betracht; doch werden wohl auch die zahlreichen sonstigen Vögel befallenden blutsaugenden Arthropoden

eine Rolle spielen. Vor allem scheint Infektion der jungen Brutvögel in den Nestern vorzukommen; doch wird, wie bei der Vogelmalaria, sicher auch Infektion erwachsener Vögel vorkommen.

Weitere Vogeltrypanosomen, deren Selbständigkeit als Arten aber nicht ganz geklärt ist, sind Trypanosoma Johnstoni Dutton und Todd, eine sehr schlanke Form ohne freie Geißel aus Estrelda astrild (L.), gefunden in Bathurst, Gambien. Ferner T. paddae Laveran und Mesnil, aus importierten Reisfinken (Padda oryzivora L.), eine Form, welche auch künstlich kultiviert wurde, ferner T. Mesnili Novy und MacNeal aus Buteo lineatus Vieill. und T. Laverani aus einem Goldfinken (Spinus = Astragalinus tristis L.); die beiden letzteren Formen, in Nordamerika (Ann Arbor, Michigan) gefunden, sind durch ihre Wuchsformen in künstlichen Kulturen gekennzeichnet. Erwähnt sei ferner T. Calmetti Mathis und Léger, beim gesunden Haushuhn in Tonkin gefunden. Und dazu kommt noch eine ganze Menge von Befunden von teils benannten, teils unbenannten Trypanosomen aus Vögeln aller möglichen Erdgegenden.

## G. Trypanosomen aus dem Blut von Reptilien.

Auch bei Reptilien sind in einer ganzen Anzahl von Fällen, besonders bei Schildkröten, aber auch bei einer größeren Anzahl von Schlangen, Eidechsen und Krokodilen, Trypanosomen im Blut gefunden worden, welche vermutlich durch Blutegel oder Zecken verbreitet werden. Schon Leydig hat in Ixodes testudinis Trypanosomen in Magen und Darm gefunden.

**13. Trypanosoma damoniae** Lav. und Mesnil

1902 Laveran et Mesnil, Sur quelques Protozoaires parasites d'une Tortue d'Asie. In: C. R. Acad. Sciences. Paris. Vol. 135. 20. Oct. 1902.

Aus der Schildkröte Damonia Reevesi (Gray), welche in Japan und China vorkommt, 32 μ lang, 4 μ breit.

**14. Trypanosoma Boueti** Martin

1907 Martin, G., Sur un Trypanosome de Saurien. In: C. R. Soc. Biologie. Paris Vol. 62. p. 594.

Aus der Eidechse Mabuia Raddonii; gefunden bei Kollangui in Französisch-Guinea. Auffallend durch die an T. rotatorium erinnernde Form und den spindelförmigen Kern, an dessen einem Ende der kleine Blepharoplast sitzt. Länge des Tiers ca. 40 μ.

Auch die Trypanosomen aus den Krokodilen des Victoria Nyansa besitzen nach Koch eine ähnliche Gestalt; nach Kleine sind sie das in den Tsetsefliegen gefundene T. Grayi (vgl. S. 542), doch haben sie einen besonderen Namen, T. Kochi, erhalten.

Die Trypanosomen der Amphibien sind schon oben S. 517 mit T. rotatorium erörtert worden.

## H. Trypanosomen aus Fischen.

In zahlreichen Fischen, und zwar sowohl Süßwasser- als auch Meeresbewohnern, sind echte Trypanosomen nachgewiesen worden. Viele von ihnen sind als besondere Arten beschrieben worden, und zunächst dürfen wir wohl annehmen, daß es eine Anzahl von Arten tatsächlich gibt. Von den gegenwärtig für fast jeden Wirt besonders benannten Arten werden aber sicherlich viele wieder aus der Literatur verschwinden.

Schon in der ersten Auflage dieses Buchs waren die beiden folgenden Formen beschrieben:

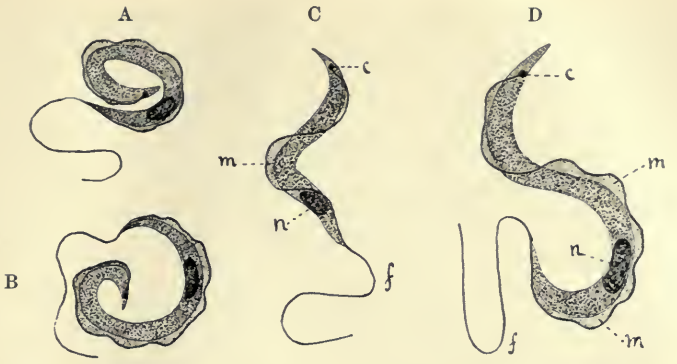



Fig. 523 A—D. Trypanosoma Remaki Lav. und Mesn. A, B und C Kleine Form (var. parva nach Laveran und Mesnil). D Große Form (var. magna nach Laveran und Mesnil). *c* Blepharoplast. *n* Kern. *m* Undulierende Membran. *f* Geißel. Vergr. ca. 2000. (Nach Laveran und Mesnil.)

**15. Trypanosoma cobitis** Mitrophanow.

1884 Trypanosoma cobitis Mitrophanow, Biolog. Centralbl. Vol. 3. p. 35.

Das Trypanosoma cobitis mißt 30—40 μ in der Länge, 1—1½ μ in der Breite. Die Geißel erreicht 10—15 μ Länge.

Fortpflanzungszustände sind nicht bekannt, ebensowenig Dauerformen.

Im Blut von Cobitis fossilis.

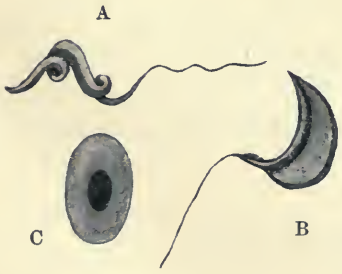



Fig. 524 A—C. Trypanosoma cobitis Mitr. C Rotes Blutkörperchen. (Nach Mitrophanow.)

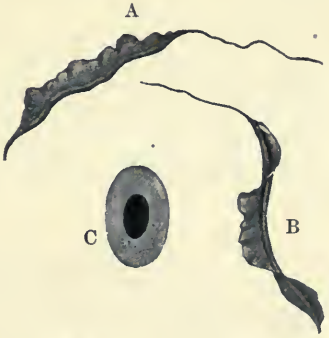



Fig. 525 A—C. Trypanosoma carassii Mitr. C Rotes Blutkörperchen. (Nach Mitrophanow.)

**16. Trypanosoma carassii** Mitrophanow.

1884 Haematomonas carassii Mitrophanow, Biolog. Centralbl. Vol. 3. p. 35.

Sehr ähnlich dem vorigen (Fig. 525 A und B).

Das Tier ist größer als die vorige Art, nicht so metabolisch wie T. cobitis.

Die Art parasitiert in Carassius vulgaris, ist aber nicht häufig. Ueber einen schädigenden Einfluß auf den Wirt ist nichts bekannt geworden; ich selbst hatte allerdings einmal Gelegenheit, eine sehr ähnliche, vielleicht sogar identische Art im Blut der Schleihe, Tinca vulgaris, zu beobachten; die befallenen Schleien waren offenbar krank, sie waren sehr apathisch und waren an die Station zur Untersuchung von Fischkrankheiten infolge eines großen Sterbens in den betreffenden Weihern eingesandt worden.

Diesen Formen stehen jedenfalls die Arten sehr nahe, welche unter den Namen T. Remaki Lav. u. Mesn. (Fig. 523) aus Esox lucius L., dem Hecht, T. Danilewskyi

Lav. u. Mesn. aus Cyprinus carpio (L.), dem Karpfen, T. tincae Lav. u. Mesn. aus Tinca tinca (L.), der Schleie, T. abramis Lav. u. Mesn. aus Abramis brama (L.), dem Brachsen, T. granulosum Lav. u. Mesn. aus Anguilla anguilla (L.), dem Aal, T. barbatulae Lég. aus Cobitis barbatula L., der Grundel, beschrieben worden sind.

Außerdem sind Trypanosomen bei folgenden Süßwasserfischen gefunden worden: Perca fluviatilis L., dem Barsch, Acerina cernua (L.), dem Kaulbarsch, Lota lota (L.), der Trüsche, Idus idus (L.), dem Nerfling, Scardinius erythrophthalmus (L.), der Rotfeder, Leuciscus rutilus (L.), der Plötze, Squalius cephalus (L.), dem Aitel (in Deutschland durch Keysselitz); bei der Welsgattung Macrones (Lingard in Indien), bei der Welsgattung Clarias (Montel in Cochinchina; Dutton, Todd und Tobey im Kongostaat). Dazu kommen noch zahlreiche weitere Beobachtungen der verschiedensten Autoren an Süßwasserfischen Europas und der überseeischen Länder.

Laveran und Mesnil, Robertson, Brumpt u. a. haben ferner in zahlreichen marinen Teleostiern und Selachiern Trypanosomen nachgewiesen. Als Beispiele führe ich an: T. soleae Lav. u. Mesn. aus Solea solea (L.) im Kanal, T. platessae Lebailly aus Platessa platessa (L.), T. limandae Brumpt u. Leb. aus Limanda limanda (L.), T. gobii Brumpt u. Leb. aus Gobius niger (L.), T. scyllii Lav. u. Mesn. aus Scyllium canicula Cuv. und Scyllium stellare L., T. rajae L. u. Mesn. aus Raja punctata Risso und anderen Rajaarten (vgl. Fig. 460, S. 484) etc. etc.

Die meisten der, wie es scheint, seltenen Bewohner von Meeresfischen sind relativ sehr groß. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sie, ebenso wie die Trypanosomen der Süßwasserfische, durch Hirudineen (Blutegel) übertragen werden. Bei Süßwasserfischen ist dies bisher für die Blutegel der Gattungen Hemiclepsis (H. marginata) und Piscicola (P. geometra) bewiesen, bei Meeresfischen für Pontobdella muricata mit einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit angenommen worden. In den Blutegeln machen die Trypanosomen ähnliche Umwandlungen durch, wie die früher besprochenen Formen in Insekten usw. Im Lauf der Zeit scheinen sie aber zu Herpetomonas-ähnlichen Formen zu werden. Geschlechtliche Vorgänge sind nicht beobachtet worden; das häufige Vorkommen von Hämosporidien in den gleichen Fischen hat manche Autoren verführt, an ähnliche Zeugungskreise zu denken, wie sie Schaudinn für die Eulenparasiten annahm; solchen Annahmen ist jetzt aber auch die theoretische Grundlage entzogen.

## Gattung: **Schizotrypanum** Chagas.

### **Schizotrypanum Cruzi** Chagas.

1909 Chagas, C., Neue Trypanosomen. In: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. 1909. Heft 4.

1909 Chagas, C., Ueber eine neue Trypanosomiasis des Menschen. Studien über Morphologie und Entwicklungszyklus des Schizotrypanum Cruzi n. gen. n. sp., Erreger einer neuen Krankheit des Menschen. In: Mem. Inst. Oswaldo Cruz. Rio de Janeiro. Ano 1909. T. 1. Fac. II. p. 159.

1910 Hartmann, M., Notiz über eine weitere Art der Schizogonie bei Schizotrypanum Cruzi (Chagas). In: Arch. f. Protistenk. Vol. 20. p. 361.

Schizotrypanum Cruzi, der Erreger einer gefährlichen und verbreiteten Krankheit des Menschen in Brasilien, wurde 1907 von Chagas entdeckt.§

Es ist berechtigt, diese Form zum Vertreter einer besonderen Gattung zu machen, da sie in einigen Erscheinungen der Entwicklungsgeschichte von den typischen Trypanosomen abweicht. Doch geschieht dies nur aus praktischen Gesichtspunkten; nach dem üblichen Verfahren in der Tiersystematik könnte man sie ebensowohl mit Trypanosoma und Leishmania der Gattung Herpetomonas zurechnen.

Schizotrypanum Cruzi findet sich bei akuten Infektionen oft in größeren Mengen im peripheren Blut. Dann gleicht es im Aussehen den übrigen Bluttrypanosomen sehr. Es ist hinten zugespitzt, die Geißel ist oft fast bis an ihre Spitze von einem vorgezogenen Zipfel des Plasmaleibs bekleidet. Der Blepharoplast ist groß, oft stäbchenförmig und dann nicht selten quer zur Längsachse des Körpers gestellt. Er liegt meist sehr nahe am Hinterende des Tiers. S. Cruzi mißt im peripheren Blut 20 μ in der Länge. Für die Art besonders eigentümlich ist die Tatsache, daß sie nach den bisherigen Erfahrungen sich im peripheren Blut nicht durch Teilung vermehrt, wie die anderen Trypanosomenformen. Zwar sind die Ansätze der Kernteilung beobachtet worden, aber keine in Teilung begriffenen Tiere.

Die Vermehrung findet vielmehr in ruhendem Zustand in den Organen des befallenen Individuums statt, wie nach Infektionsversuchen an Meerschweinchen festgestellt und durch Sektion am Menschen bestätigt wurde. Runde oder

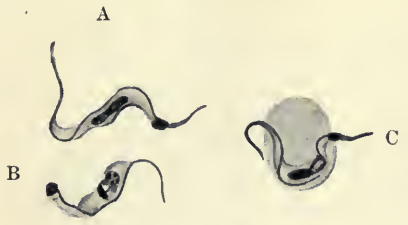



Fig. 526 A—C.

Fig. 527 A und B.

Fig. 526 A—C. Schizotrypanum Cruzi (Chagas). Formen aus dem Blut des Menschen. A Form mit zugespitztem Hinterende. B Form mit stumpfem Hinterende und großem, endständigem Blepharoplast. (Nach Chagas.)

Fig. 527 A und B. Schizotrypanum Cruzi (Chagas). A Form aus dem Blut des Affen Callithrix, sog. männliche Form. B Form aus dem Enddarm der Wanze Conorrhinus. (Nach Chagas.)

spindelförmige Stadien von verschiedener Größe, ähnlich wie Leishmanien (s. S. 552) aussehend und organisiert, machen meist intracellulär Zweiteilungen durch. In geißellosem Zustand können sich diese Stadien, welche den oben (S. 478, 483 und 516) beschriebenen Dauerstadien anderer Trypanosomenformen entsprechen, ganz enorm vermehren. In diesen Stadien sind deutlich Kern und Blepharoplast und deren Teilungsstadien zu erkennen.

Ganz erstaunlich große Vermehrungshaufen dieser Stadien finden sich beim Menschen in den quergestreiften Muskeln des Körpers, im Herzmuskel, der glatten Muskulatur von Darm und Arterien, in den Lymphdrüsen, der Thyreoidea, dem Fettgewebe, Knochenmark, dem Zentralnervensystem, auch in Bindegewebszellen des Unterhautzellgewebes usw., beim Meerschweinchen wurden auch Hoden und Nebenhoden befallen. Also es wird sozusagen der ganze Körper von den Parasiten überschwemmt.

Neben dieser wichtigsten Vermehrungsart durch Zweiteilung der Leishmaniastadien hat Chagas eine zweite Vermehrungsform beobachtet, welche die Benennung der Art als Schizotrypanum veranlaßte. In der Lunge finden sich 5—6 Tage nach der Infektion der Meer-

schweinchen kugelige, cystenähnliche Gebilde. Diese sollen aus den freien Trypanosomen durch Abkugelung unter Verlust von Geißel und undulierender Membran hervorgehen. Sie werden durch Kernteilung 8-kernig und lassen 8 Sprößlinge, welche kleiner sind als die Leishmaniastadien, aus sich hervorgehen. Also neben der Zweiteilung kommt auch multiple Teilung vor, wie sie ja auch bei den übrigen Trypanosomen an den Ruhestadien schon beobachtet wurde.

Auch bei Schizotrypanum lassen sich jene verschiedenen Typen unterscheiden, welche wir bei den anderen Trypanosomen hervorhoben. Auch sie wurden als Geschlechtsformen gedeutet und es

Fig. 528.

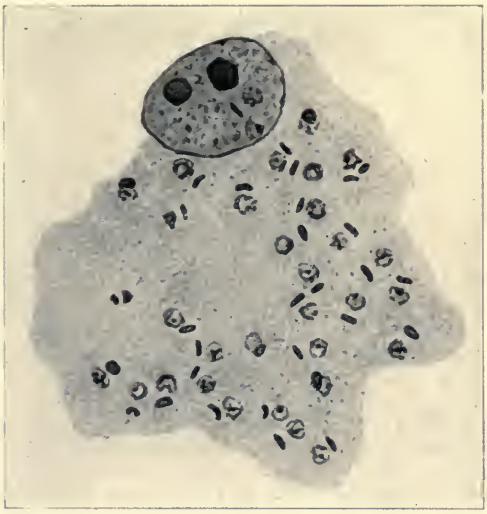


Fig. 528. Schizotrypanum Cruzi (Chagas). Leishmania-ähnliche Formen in einem Ausstrich aus dem Knochenmark eines Affen. (Nach M. Mayer und Rocha-Lima.)

Fig. 529.

Fig. 529. „Cysten" von Schizotrypanum Cruzi im Herzmuskel eines Affen. (Nach Mayer und Rocha-Lima.)

sollten die multiplen Teilungen zur Bildung von Gameten, die Zweiteilungen zur Entstehung der gewöhnlichen vegetativen Stadien führen. Auch bei Schizotrypanum liegt ebensowenig wie bei den anderen Trypanosomen ein Beweis für das Vorkommen von Geschlechtsformen und Konjugationsvorgängen vor.

Nicht geklärt ist ferner die Entstehung der freien Trypanosomen aus den Leishmaniastadien. Letztere sollen sich an rote Blutkörperchen anheften oder in sie hineinschlüpfen (?), aus denen sie dann als Trypanosomen auswandern. Sind sie herangewachsen, so geht die Vermehrung wiederum im Leishmaniastadium vor sich.

Der Ueberträger von Schizotrypanum ist eine auch am Menschenblut saugende große Raubwanze aus der Gruppe der Harpactiden, Conorrhinus megistus Burm. (vgl. S. 502, Fig. 467). In deren

Darm kommt es zu einer Entwicklung, wobei zuerst multiple Vermehrung, dann Entstehung von Herpetomonas-ähnlichen Formen erfolgt. Später unterscheidet man wieder breite und schmale Typen. In ganz vereinzelten Fällen wurden die Speicheldrüsen infiziert gefunden. Die Form der Infektion, welche auch hier erst nach Ablauf einer nichtinfektiösen Periode der Wanze von 10—25 Tagen erfolgen kann, ist noch nicht erkannt.

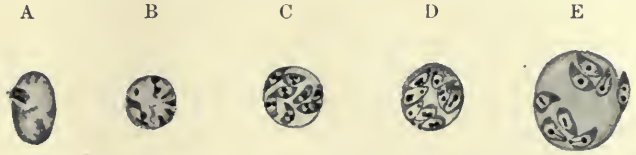



Fig. 530 A—E. Schizotrypanum Cruzi (Chagas). A Abgekugelte Form. B—D „Schizogonieformen" aus der Lunge von Wirbeltieren. E Schizogonie, bei welcher sog. männliche Merozoiten entstehen sollen. E doppelt so stark vergrößert als A—D. (Nach Chagas.)

Sch. Cruzi läßt sich auch sehr leicht in künstlichen Kulturen nach Novy (vgl. S. 371) züchten. In solchen treten die nämlichen Formen auf, wie in den Wanzen.

Schizotrypanum Cruzi wurde beim Menschen und bei Haustieren (Katze) gefunden. Es ist im Experiment sehr leicht auf Meerschweinchen, Kaninchen, Hunde und Affen (Callithrix penicillatus) zu übertragen, und zwar sowohl durch den Stich der Wanze, als auch durch Blutinjektion. Für alle diese ist es pathogen, wie auch für den Menschen, bei welchem es eine schwere, vor allem die Kinder befallende Krankheit erzeugt. Dieselbe ist charakterisiert durch hochgradige Anämie, Lymphdrüsenschwellungen, Oedeme und funktionelle Störungen des Nervensystems, gleichzeitig mit einem ziemlich unregelmäßigen intermittierenden Fieber. Das Eindringen und Wachsen der Parasiten in den Geweben ist mit weitgehenden Zerstörungen der Zellen, Bindegewebswucherungen, ja Sklerose und Verkalkung der Gewebe verbunden. Die Krankheit ist vor allem für Kinder tödlich. Erwachsene sterben seltener an ihr.

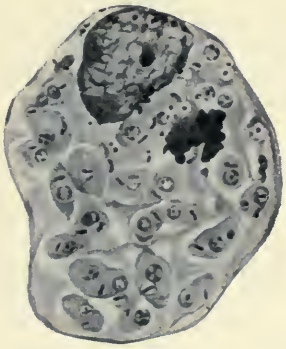


Fig. 531. Schizotrypanum Cruzi (Ch.). Vermehrungsstadien aus einer Epithelzelle einer Lungenkapillare. (Nach Hartmann.)

---

Da bei dem Affen Macacus cynomolgus in Südostasien eine dem Schizotrypanum im ausgewachsenen Trypanosomenstadium sehr ähnliche Form, das T. Vickersae Brumpt gefunden wurde, so hat man den Verdacht ausgesprochen, daß sich in Asien auch eines Tages beim Menschen ein Trypanosoma wird nachweisen lassen. In der Literatur finden sich tatsächlich einige Angaben über ein asiatisches Menschentrypanosoma, doch sind sie alle ungenügend begründet.

### Gattung: **Endotrypanum** Mesnil u. Brimont.

1908 Mesnil et Brimont, Sur un hématozoaire nouveau (Endotrypanum n. gen.) d'un édenté de Guyane. In: C. R. Soc. Biol. Paris. Vol. 65. p. 581.

In dem Blut des Faultiers Choloepus didactylus (L.), in Französisch-Guiana (Südamerika) fand sich in den Erythrocyten ein sehr merkwürdiger Parasit. Es ist ein keulenförmiger, oft gekrümmter Organismus, dessen eines Ende plump abgerundet ist, während das andere in ein oft umgebogenes Filament ausläuft. Der Körper hat einen größten Durchmesser in der Länge von 8—11 μ, in der Breite von 2,5—4 μ. Im Innern des gleichmäßig sich färbenden Plasmas unterscheidet man einen kugeligen Kern und einen stäbchenförmigen, stark färbbaren Körper, den Blepharoplast. Weitere Entwicklungsformen sind bisher noch nicht bekannt. Im Blut des gleichen Faultiers wurde auch ein Trypanosoma gefunden, welches aber von den Entdeckern nicht in Beziehung zu dem Endotrypanum gebracht wurde.

Fig. 532 A—C. Endotrypanum Schaudinni Mesn. u. Brim. in den roten Blutkörperchen von Choloepus. (Nach Mesnil und Brimont.)

Ganz neuerdings hat Darling die Angaben von Mesnil und Brimont bestätigt. Beim gleichen Wirt fand er Endotrypanum wieder, welches normalerweise in den roten Blutkörperchen sitzt, im Präparat aus ihnen auskriecht und sich dann wie ein typisches Trypanosoma verhält.

### Gattung: **Leishmania** R. Ross.

1903 Ross, R., in: Brit. Med. Journ. Vol. 2. p. 1261 u. 1401.

Unter dem Gattungsnamen Leishmania werden eine Anzahl von parasitischen Protozoen zusammengefaßt, welche bisher nur beim Menschen und Haushund gefunden worden sind. Sie sind echte Flagellaten; von manchen Autoren werden sie der Gattung Herpetomonas zugerechnet. Das ist nach den Gesichtspunkten wissenschaftlicher Systematik durchaus zulässig (vgl. S. 476 u. 507). Aber praktische Gesichtspunkte lassen es vorläufig zweckmäßiger erscheinen, für diesen intracellulär parasitierenden Flagellaten den besonderen Gattungsnamen beizubehalten.

#### 1. **Leishmania Donovani** (Lav. u. Mesn.).

1903 Piroplasma Donovani Laveran et Mesnil, Sur un protozoaire nouveau, parasite d'une fièvre de l'Inde. In: C. R. Ac. Sci. Paris. Vol. 137. p. 957.
1903 Leishmania Donovani R. Ross.
1909 Herpetomonas Donovani Patton, The parasite of Kala-Azar and allied organisms. In: The Lancet. January 1909.

Die Parasiten kommen im Menschen und Hund als kleine abgeplattete, rundliche oder ovale Gebilde von 2—4 μ Durchmesser vor. Das Plasma ist fein granuliert und enthält öfter Vakuolen. Ferner umschließt es einen relativ großen dichten Kern und einen runden,

ovalen oder häufig stabförmigen, ebenfalls stark färbbaren Körper, den Blepharoplast. Auch Teilungsstadien (etwa 4—5 μ im Durchmesser erreichend) mit Verdoppelung dieser Strukturen finden sich;

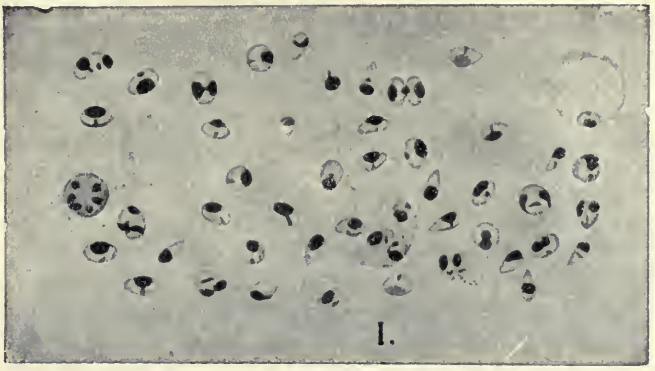



Fig. 533. Leishmania Donovani. Die verschiedenen in dem durch Punktion gewonnenen Milzsaft enthaltenen Formen. Freie Parasiten und solche in roten Blutkörperchen. (Nach Donovan.)

a b

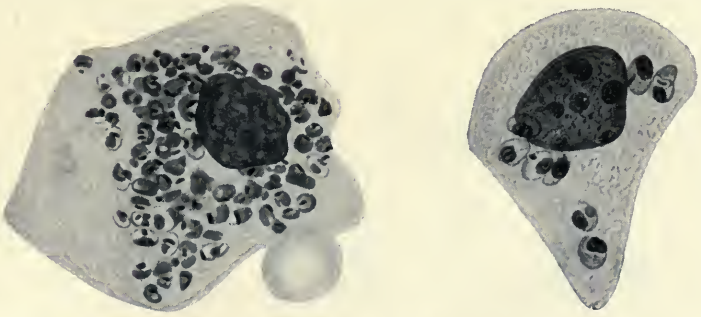


Fig. 534 a und b. Leishmania Donovani. a Mit Parasiten infizierte mononukleäre Milzzelle. b Mononukleärer Leukocyt aus dem peripheren Blut mit Parasiten. Vergr. a ca. 2500, b ca. 3000. (Nach M. Mayer.)

Fig. 535 A—E.

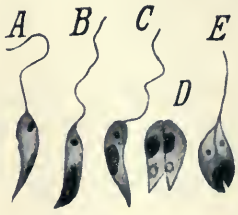



Fig. 536.

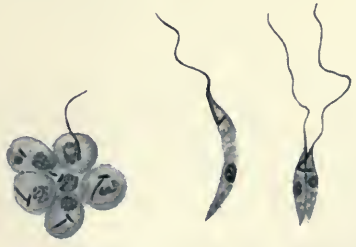


Fig. 535 A—E. Leishmania Donovani. Verschiedene Formen und Stadien der in künstlicher Kultur gezüchteten Parasiten. (Nach Chatterjee.)

Fig. 536. Umwandlung von Leishmania Donovani in der Kultur in Herpetomonas-Flagellaten. (Nach Rogers und M. Mayer.)

daneben kommen multiple Teilungsstadien vor; der Parasit vermehrt sich also in diesem „ruhenden“ Zustand.

Die Parasiten scheinen im menschlichen Organismus in allen möglichen Teilen vorzukommen, und zwar stets intracellulär. Regelmäßig werden sie in der Milz und in der Leber gefunden, ferner im Knochenmark, den Lymphdrüsen und Mesenterialganglien, in den Endothelien der Gefäße, auch in den Darmwandungen, in Lunge, Niere, Hoden. In der Darmwandung und in der Haut entstehen häufig Geschwüre. Vor allem findet man sie in Makrophagen, welche von Gefäßendothelien abgeleitet werden, manchmal auch in mono- und polynukleären Leukocyten eingeschlossen. In den Zellen finden sie sich oft in enormen Mengen, bis 100 und 200 Individuen in einer einzigen Zelle.

Fig. 537. Leishmania Donovani. Herpetomonas-Formen der Leishmania aus 5 Tage alter Kultur. Vergr. ca. 2000. (Nach Rogers u. M. Mayer.)

Das Vorkommen in roten Blutkörperchen, welches von Donovan angegeben war, wird von mehreren Autoren bestritten. Doch findet sich die Leishmania im peripheren Blut in Leukocyten, wenn auch recht spärlich.

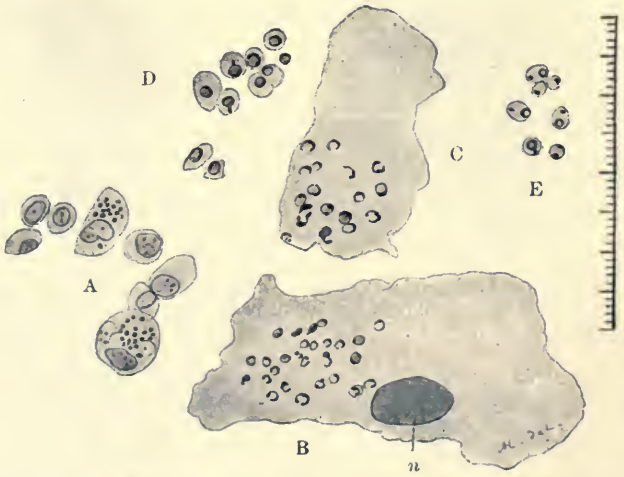



Fig. 538 A—E. A Mehrere Knochenmarkzellen, 460mal vergrößert; einige der großen Zellen enthalten die Leishmanien, eine derselben auch Vakuolen. B und C Zwei große Phagocyten des Knochenmarks mit zahlreichen Leishmanien, welche teilweise stärkeren Zerfall zeigen. D Mehrere isolierte Leishmanien in ihrer Umhüllung aus dem Knochenmarke. E Einige ähnliche aus der Milz. (B—E 1250mal vergrößert, reduziert.) (Nach Marchand und Ledingham.)

In steril aufbewahrtem Blut von Menschen, welche mit L. Donovani infiziert sind, oder in Mischung von Blut (dem Natriumcitrat zur Verhütung der Gerinnung zugesetzt ist) mit Milzpunktionssaft findet eine eigenartige Umwandlung der Parasiten statt, wie zuerst

von Rogers bewiesen wurde. Sie strecken sich in die Länge, entwickeln im Zusammenhang mit dem Blepharoplast eine Geißel und werden lebhaft beweglich. In diesem Zustand, in welchem sie sich durch Längsteilung vermehren, gleichen sie durchaus einer Herpetomonas (vgl. Fig. 535 u. 536).

Leishmania Donovani ist der Erreger einer sehr gefährlichen Krankheit, welche im tropischen Asien, in Indien, Ceylon, China, Arabien, ferner in Aegypten und Algier und im Sudan verbreitet ist. In Niederbengalen und in der Nähe von Madras ist sie endemisch. In Assam ist sie seit 1882 epidemisch aufgetreten und ist dort seither endemisch geworden. Sie ist vor allem bei ärmlicher Bevölkerung verbreitet, welche in dürftigen, unreinlichen Behausungen wohnt.

Die von dem Parasiten erzeugte Krankheit wird als „Malariakachexie", tropische Splenomegalie, und neuerdings vorwiegend mit dem indischen Namen Kala-Azar bezeichnet. Es ist eine durch unregelmäßiges Fieber, Anämie, bedeutenden Kräfteverfall und meist durch eine enorme Milzvergrößerung (häufig auch Lebervergrößerung) charakterisierte Erkrankung, welche sehr oft zum Tode führt. Nicht selten sind Oedeme und Dickdarmgeschwüre, welche Darmblutungen veranlassen. Die Krankheit ist in den Tropen der alten Welt in einer chronischen endemischen Form weit verbreitet, welche gelegentlich in einer schweren epidemischen Form auftritt. Bei beiden Formen ist die Sterblichkeit groß.

Die Uebertragung erfolgt nach Patton in Indien durch die Wanze Cimex rotundatus, in deren Darm die Flagellatenformen genau so wie in den künstlichen Kulturen gebildet werden. Doch nimmt Donovan, dem es nicht gelang, Pattons Experimente zu bestätigen, an, daß nach Analogie der brasilianischen Trypanosomen des Menschen, Kala-Azar durch eine Raubwanze übertragen werde (Conorrhinus rubrofasciatus), welche in 90 Proz. der untersuchten Individuen in Madras mit Herpetomonaden infiziert war. Vielleicht kommen daneben Fliegen und Mücken in Betracht.

Versuche der Uebertragung von L. Donovani auf Affen und Hunde sind erfolgreich gewesen. Da die Erreger im peripheren Blut so selten sind, ist die Art der Uebertragung durch Blutsauger noch wenig geklärt. Auch die Entwicklungsweise im angeblichen Ueberträger ist noch unerforscht. Die Untersuchung wird sehr durch die weite Verbreitung von Herpetomonaden in den Blutsaugern erschwert. Immerhin steht fest, daß in den Endstadien der Krankheit zahlreiche mit Parasiten erfüllte Leukocyten sich im peripheren Blut finden. In Wanzen, die in solchen Stadien gesaugt hatten, fand sich angeblich Entwicklung der Leishmanien. Alle diese Versuche sind aber noch nicht mit genügend Vorsichtsmaßregeln durchgeführt. Leishman hat die Meinung geäußert, daß auch eventuell die Faeces von Kranken, die tatsächlich Parasiten enthalten können, für die Verbreitung der Krankheit eine Bedeutung haben dürften.

### 2. Leishmania tropica (Wright).

1891 Sporozoa furunculosa Firth.
1903 Helcosoma tropicum Wright, J. H., Protozoa in a case of tropical ulcer („Delhi sore"). In: Journ. med. Research. Vol. 10. p. 472.
1904 Ovoplasma orientale Marzinowski u. Bogrow, Zur Aetiologie der Orientbeule (bouton d'Orient). In: Arch. path. Anat. Vol. 178. p. 112.

Diese Form wird von vielen Autoren für identisch mit der vorigen gehalten, von der sie allerdings morphologisch kaum zu unterscheiden ist. Es scheinen im Gewebe des menschlichen Körpers hauptsächlich spindelförmige, an beiden Enden zugespitzte Parasiten vorzukommen, welche ca. 3 μ lang und 1—1,5 μ breit sind; es sind aber auch rundliche Formen und mehr stäbchenförmige Individuen von 4—5 μ Länge und 1 μ Breite beschrieben worden. Es wird angegeben, daß die Leishmanien schwach amöboid beweglich sind. Aehnliche Zwei- und Mehrteilungsstadien, wie bei L. tropica wurden auch hier beobachtet.

Auch diese Art findet sich im Körper hauptsächlich intracellulär, und zwar meist in Makrophagen, in ein- und vielkernigen Leukocyten und Epithelzellen. In einer Zelle finden sich 1—80 Parasiten. Doch ist die Infektion im Gegensatz zu der mit L. Donovani meist

Fig. 539. Fig. 540.

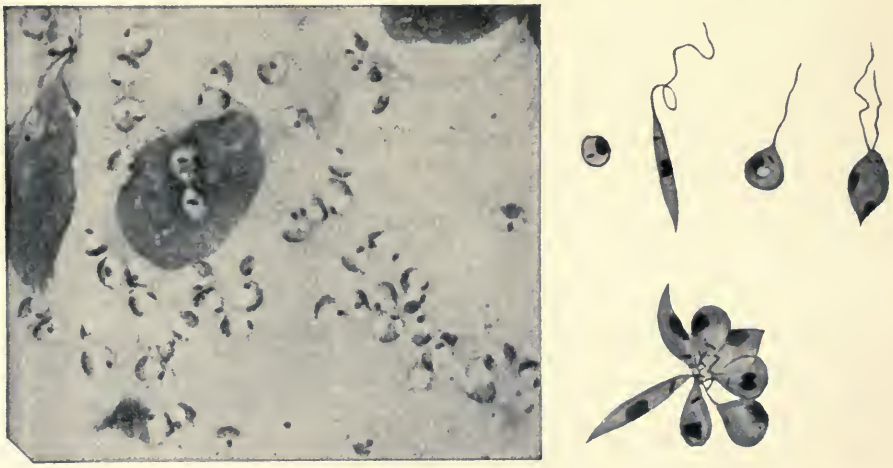


Fig. 539. Ausstrich von Delhi-Beule (Tropical ulcer). Die den Kala-Azar-Körperchen ähnlichen Gebilde. Photogramm nach einem Romanowsky-Präparate. Vergr. etwa 1500mal. (Aus Wright.)

Fig. 540. Entwicklung von Leishmania tropica in Kultur. (Nach Nicolle.)

eine lokal beschränkte. Es treten unter der Haut, vor allem im Gesicht, an den Händen etc. beulenartige Infektionsherde auf, welche oft einen Durchmesser von mehreren Zentimetern erreichen. Diese Erscheinung ist die Veranlassung zur Bezeichnung der Krankheit als „endemische Beulenkrankheit", Orient-, Aleppo-, Bagdad-, Nilbeule, Delhi sore etc. So führt sie noch viele Namen, welche jeweils einem endemischen Herd der im ganzen Orient und in Nordafrika, aber auch in Guyana, am Panamakanal und in Brasilien verbreiteten Krankheit entsprechen. Im zirkulierenden Blut ist L. tropica durch Neumann bei gewissen, Fieber und Mattigkeit des Patienten bedingenden Zuständen gefunden worden. Die Krankheit ist stets gutartig und verläuft ohne den Gesamtorganismus in stärkere Mitleidenschaft zu ziehen als örtliche Erscheinung.

Die Beulen bestehen in der Hauptsache aus Granulationsgewebe, welches sich in der Cutis ausbreitet. In diesem Gewebe sind in

Haufen zusammengedrängt die mit der Leishmania erfüllten Makrophagen, neben diesen reichlich Lymphocyten und Plasmazellen, und besonders in der Tiefe finden sich riesenzellenhaltige Knötchen.

Man vermutet, daß die Uebertragung ebenfalls durch ein stechendes Insekt erfolgt, und zwar werden hauptsächlich Stechfliegen verdächtigt, doch auch Wanzen, Phlebotomus und Zecken. Marzinowski hat bei sich selbst durch Einimpfung des Sekrets einer Beule in die Haut, Nicolle bei einem Affen eine neue Beule erzeugt, welche die Parasiten in großer Menge enthielt. Ebenso ist die Uebertragung auf den Hund möglich. Nach Nicolle gelingt die Kultur der L. tropica ebenso wie die der L. Donovani (Fig. 540). Die Parasiten in der Kultur messen 40—45 μ in der Länge (inkl. Geißel von 20 μ), 2—4 μ in der Breite, der Kern mißt 1,5—2 μ auf 1,1—1,5 μ. Sie pflanzen sich sehr gut lange, bei 22° C in Kultur fort. Uebertragung auf Menschen, Affen und Hunde gelingt auch sehr leicht aus der Kultur. Am leichtesten ist die Infektion der Nase. Orientbeuleparasiten in innere Organe gebracht, erzeugen keine Kala-Azar, ebensowenig wie Kala-Azar-Parasiten in der Haut Orientbeule. Natürlicher Träger der Infektion scheint der Haushund zu sein; angeblich soll sie auch beim Kamel vorkommen.

Nach Manson ist es bei den Juden in Bagdad seit langer Zeit üblich, den Kindern künstlich eine Beule an den Beinen zu erzeugen und sie so gegen das spätere Auftreten einer Beule im Gesicht zu impfen; es wird dadurch die entstellende Narbe im Gesicht vermieden. Es würde dies eventuell für eine prompte Immunisierung sprechen. Aehnliches geht aus dem Tierexperiment hervor.

Anzuschließen wäre hier schließlich noch:

### 3. Leishmania infantum Nicolle,

1908 Nicolle, in: Arch. Inst. Pasteur. Tunis. Vol. I—III. Versch. Abhandlungen.

der Erreger der Splenomegalie der Kinder im Mittelmeergebiet, welcher den geschilderten Formen durchaus ähnlich ist. Eigentlich ist die Krankheit von Kala-Azar nur durch das Alter der Patienten unterscheidbar, indem sie fast nur Kinder unter 6 Jahren befällt, vor allem Säuglinge. Es ist eine langdauernde Krankheit, bei der Heilung noch nie beobachtet wurde. Auch ist bisher keine wirksame Behandlung bekannt. Die Infektion hat ihren Sitz in Milz, Leber und Knochenmark. Die Symptome sind Milzhypertrophie, Blässe, Abmagerung, Schwellung der Leber, Oedeme, unregelmäßige Temperatur (an einem Tag mehrere Maxima), Pulsbeschleunigung, Verdauungsstörungen, Mononukleose.

Der Parasit ist leicht zu kultivieren, und zwar auf dem Nährboden von Novy und McNeal (vgl. S. 371); er ließ sich jahrelang in künstlicher Kultur fortzüchten und leicht auf Affe (Macacus sinicus) und Hund übertragen, welche eine typische Erkrankung davon bekommen. Meerschweinchen und Ratten werden nur vorübergehend infiziert oder sind ganz refraktär. In Tunis wurde bei 4 unter 222 Hunden die Krankheit als spontan vorkommend nachgewiesen, so daß die Haushunde als Quelle der Infektion des Menschen betrachtet werden können. Auch in Italien, Malta, Lissabon wurde Infektion der Hunde gefunden.

Die Krankheit ist bisher nachgewiesen in Nordafrika (vor allem Tunis), in Malta, Sizilien, Süditalien, Griechenland und Portugal, hat aber vermutlich eine viel weitere Verbreitung.

Es ist, wenn auch nicht sicher bewiesen, doch sehr wahrscheinlich, daß der Parasit des Hundes und der des Menschen identisch ist. Durch Untersuchungen von Basile wurde es wahrscheinlich, daß die Hundeflöhe (Pulex serraticeps) und eventuell auch Menschenflöhe (P. irritans) die wichtigsten Ueberträger des Kinder-Kala-Azar sind. Seine Versuche scheinen Uebertragung von Leishmanien durch Hundeflöhe ziemlich sicher zu beweisen. Doch wurde bei Untersuchung der Entwicklung der Parasiten in den Flöhen nicht genügend berücksichtigt, daß natürlicherweise in diesen von Leishmaniastadien nicht unterscheidbare Herpetomonaden vorkommen.

Wir wissen heute noch nicht mit Sicherheit, ob L. infantum sich von L. Donovani trennen läßt; es gibt auch Hinweise, daß L. tropica nur eine Rasse von L. Donovani ist. Andererseits wollen andere Forscher L. sudanense und die Leishmania aus Turkestan als besondere Arten unterscheiden. Keine dieser Formen ist morphologisch von den anderen abweichend und die Verschiedenheiten, welche bisher in den Reaktionen, in der Uebertragungsfähigkeit auf Tiere und in der leichteren oder schwereren Züchtbarkeit angegeben werden, mögen vielleicht nur durch den zu geringen Umfang der vorliegenden Untersuchungen bedingt sein. Vielleicht dürfen wir aber mit dem Vorkommen ähnlicher Stämme oder Rassen rechnen, wie wir sie bei den pathogenen Trypanosomen kennen gelernt haben.

---

Am Panamakanal wurde in einigen wenigen Fällen bei einer Erkrankung, welche in den Symptomen dem Kala-Azar gleicht, von S. T. Darling in Milz, Leber, Lunge etc. ein Protozoon gefunden. Dasselbe soll von Leishmania durch den Besitz einer „Kapsel“ (Cystenhülle), die unregelmäßige Lage der chromatischen Bestandteile und das Fehlen eines Blepharoplasts abweichen, doch in der Art des Parasitismus jener Gattung ähneln. Er ist mit dem Namen Histoplasma capsulatum Darling belegt worden.

An dieser Stelle wäre schließlich auch darauf hinzuweisen, daß eine Pferdekrankheit, die epizootische Lymphangitis, durch einen Parasiten bedingt wird, welcher von manchen Autoren den Leishmanien zugerechnet wird. Die Krankheit kommt vor in: Frankreich, Schweden, Rußland, Italien, Aegypten, Tunis, Senegambien, Japan (dort auch bei Rindern). Der Erzeuger erhielt folgende Namen: Cryptococcus farciminosus Ricolta, Leucocytozoon piroplasmoides Ducloux, Leishmania farciminosa (Riv.), Lymphosporidium equi Gasperini.

Nach neueren Untersuchern sollen diese Krankheitserreger jedoch keine Leishmanien, sondern Blastomyceten sein.

### 2. Unterfamilie: **Bodoninae** Bütschli.

Kleine, nackte, farblose, meist etwas amöboide Formen mit zwei Geißeln am schnabelförmigen Vorderende, von denen die eine, kleinere, nach vorn gerichtete, die Bewegung vermittelt (Hauptgeißel), während die längere nachschleppt und der Steuerung dient (Schleppgeißel). Jede Geißel endet im Tierkörper mit einem Basalkorn. Die parasitischen Arten, speziell der Gattung Trypanoplasma, besitzen an Stelle

der Schleppgeißel eine undulierende Membran, deren Randfaden sich nicht selten in den Achsenfaden einer nach hinten vorragenden Geißel fortsetzt. Man erkennt in diesen Fällen die undulierende Membran als ein Produkt der teilweise in die Pellicula eingebetteten Schleppgeißel.

Neben der Geißelbasis befindet sich bei freilebenden Arten eine Mundstelle, an der geformte Nahrung ins Protoplasma aufgenommen wird; parasitische Formen entbehren einer solchen und ernähren sich saprosmisch. Doch scheinen Uebergangsformen vorzukommen.

Am Vorderende findet sich ein kugeliger oder birnförmiger, auch oft langgestreckter, stark lichtbrechender Körper, welcher sich in Präparaten stark färbt: der Blepharoplast, wie er allen Herpetomonadiden zukommt.

Der Kern der Bodoninen ist ein bläschenförmiger Karyosomkern.

Nahe dem Vorderende zeigen die freilebenden Formen stets eine kontraktile Vakuole.

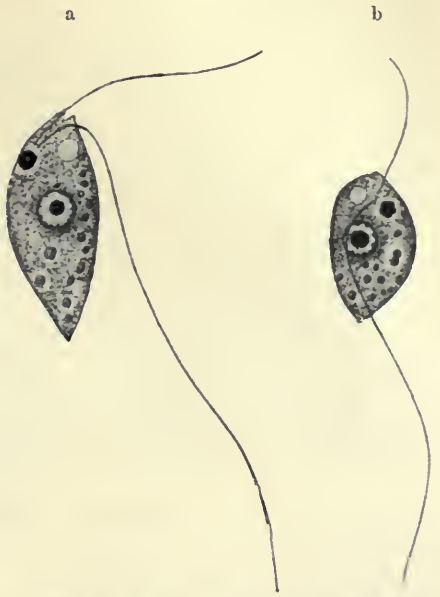



Fig. 541 a und b. a Bodo saltans Ehrbg. b Bodo minimus Klebs. Vergr. 2250. (Nach Alexieff.)

Bei der Teilung geht die Vermehrung der Geißeln voraus, es folgt die Teilung von Kern, Blepharoplast und schließlich die Körperteilung

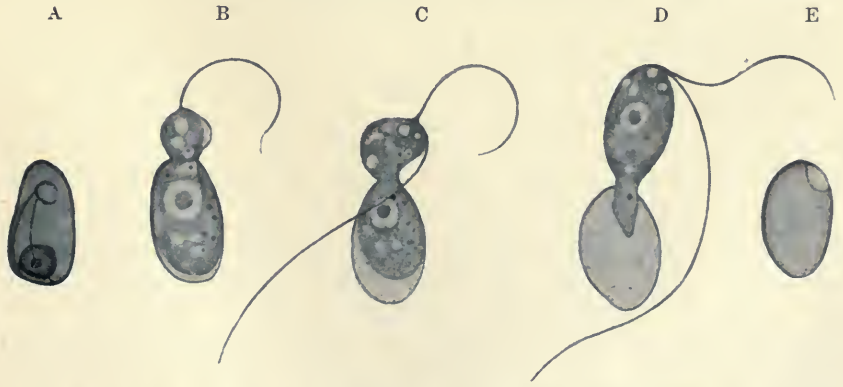



Fig. 542 A—E. A Cyste von Bodo edax in konserviertem Zustand. B—D Tier die Cyste verlassend; 3 Stadien nach dem Leben. E Leere Cystenhülle nach dem Ausschlüpfen des Bodo. Vergr. ca. 250. (Nach Kühn.)

(Fig. 543). Die Beschreibung der Kernteilung wurde früher im Allgemeinen Teil gegeben (S. 163).

Die Bodoninen kommen freilebend meist in fauligen Flüssigkeiten vor und ernähren sich da von Bakterien. Die parasitischen Formen nehmen keine geformte Nahrung auf. Sie kommen sowohl auf Schleimhäuten in Därmen, Geschlechtsorganen etc., als auch als Blutparasiten vor.

Die freilebenden Formen haben die Fähigkeit sich zu encystieren; die Cysten sind z. B. bei Bodo edax eiförmig und zeigen nach dem Ausschlüpfen des Tiers am Vorderende eine kleine runde Oeffnung (Fig. 542 E). Bei parasitischen Formen sind Cysten nicht bekannt. Meist machen bei ihnen besondere Uebertragungsmethoden Cysten entbehrlich, so die Uebertragung bei der Begattung ihrer Wirte oder durch Blutsauger (vgl. S. 565).

Wir rechnen zur Unterfamilie der Bodoninen die Gattungen Bodo, Trypanoplasma und Trypanophis. Eine Zeitlang war die Systematik der Gruppe etwas unklar, da die Feststellung des Blepharoplasts bei Bodo caudatus Duj. durch Klebs keine Beachtung gefunden hatte (vgl. auch Fig. 333 e, S. 399). Für Bodoninen mit deutlichem Blepharoplast war die Gattung Prowazekia begründet worden, welche aber mit Bodo zusammenfällt. Die Umgrenzung der einzelnen Bodo- und Trypanoplasma-Arten ist unsicher, und manche der verschieden benannten Formen dürften wohl sicher identisch sein.

### Gattung: **Bodo** Stein.

Die Arten dieser Gattung sind klein (bis zu 30 μ lang), ohne Membran- oder Gehäusebildungen, oval oder länglich. Meist ist im vorderen Teile des Körpers ein Kern, vor ihm ein Blepharoplast, daneben eine kontraktile Vakuole gefunden worden. Ob es Bodo-ähnliche blepharoplastlose Formen gibt, ist nicht mit Sicherheit nachgewiesen. Sie wären zu den Eumonadiden zu stellen. Für manche Formen ist angegeben worden, daß sie in den amöboiden Zustand übergehen können, zum Teil auch ohne die Geißeln zu verlieren.

Zu dieser Gattung sind häufig Arten gerechnet worden, besonders in den früheren Zeiten der Infusorienforschung, welche in der Folge anderen Gattungen zugewiesen wurden. Aber auch später noch wurden alle möglichen unsicheren Arten in dieser Gattung untergebracht; und so finden sich denn in der Literatur eine Menge ungenügend oder gar nicht charakterisierter Bodo-Arten, von denen ich nur einige aufführe. Auch werden noch in neueren Schriften oft Flagellaten, oder wohl in vielen Fällen auch geißeltragende Schwärmer anderer Organismen, als Angehörige der Gattungen Bodo, Dicercomonas und Cercomonas beschrieben; fast in allen Fällen sind aber die Diagnosen so dürftig, daß man keine bestimmte Aussage über die Arten machen kann. Es scheinen ja Organismen, welche ihren morphologischen Eigentümlichkeiten nach hierher zu rechnen wären, besonders im Darminhalt der verschiedensten Tiere eine weite Verbreitung zu haben. Aber ohne daß genaue Untersuchungen vorliegen, ist es unmöglich, zu entscheiden, wie viele davon echte Parasiten und wie viele nur gelegentliche Kommensalen sind.

Unter den zahlreichen beschriebenen Formen aus Süßwasser und Infusionen hebe ich hervor: Bodo globosus St., B. saltans Ehrbg. (Fig. 541 a), B. caudatus (Duj.), B. edax Klebs (Fig. 542 u. 543), B. ovatus Duj. (Fig. 333 e, S. 399). Bodo saltans und B. ovatus ernähren

sich nach Buntemüller hauptsächlich von Bakterien und vermögen z. B. in Kulturen von Typhusbacillen in 1—2 Tagen die Keimzahlen von 200000 auf 7000—8000 herabzusetzen.

### **Bodo edax** Klebs.

1915 Kühn, A., Ueber Bau, Teilung und Encystierung von Bodo edax Klebs. In: Arch. f. Protistenk. Bd. 35. p. 212.

Fig. 543 a—k. Bau und Vermehrung von Bodo edax Klebs. a Ruhendes Tier. b—d Geißelvermehrung und Beginn der Kernteilung. e—g Mittlere, h—k Endphasen der Kernteilung. g—k Körperteilung. Kern, Blepharoplast, kontraktile Vakuole, Basalkörner deutlich zu sehen. Vergr. 1000. (Nach Kühn.)

Diese Art ist wohl jetzt der bestbekannte Bodo, ein Tier von längsovaler bis birnförmiger Körpergestalt, mit deutlichem schnabelförmigem Rostrum und kontraktiler Vakuole am Vorderende. Länge 11—15 μ, Breite 5—8 μ; doch kommen in Kulturen Zwergformen vor, die nur 5—8 μ lang und 3—4 μ breit sind. Bau, Teilung und Kernteilung wird durch Fig. 543 dargestellt.

Die Art lebt in fauligen Substanzen, wohl auch in Wasserlachen auf humusreichem Boden.

Die Unterschiede zwischen den Bodo-Arten sind gering und bestehen hauptsächlich in abweichenden Maßverhältnissen des Körpers und der Geißeln. In neuester Zeit sind zahlreiche Formen aus menschlichen und tierischem Faeces, ja auch aus dem Darm des Menschen beschrieben worden. Da die Autoren zuerst bei solchen Formen den Blepharoplasten beobachteten und fälschlicherweise annahmen, daß er bei den freilebenden Bodo-Arten fehle, begründete man für sie die Gattung Prowazekia, welche aber nach den neueren Forschungen keine Existenzberechtigung hat. Leider wurde auch nicht genügend auf die Identität der Arten mit den freilebenden geachtet, so daß eine weitere Untersuchung notwendig sein wird. Solche Arten sind:

Prowazekia Cruzi Hartmann und Chagas, wohl = Bodo edax Länge 8—12 μ, Breite 5—6 μ. Brasilien.

P. Weinbergi Mathis und Léger, 8—15 μ lang, 4—6,5 μ breit wohl ebenfalls = Bodo edax. Tonkin.

P. asiatica Castellani und Chalmers, 10—16 μ lang, 5—8 μ breit, ähnlich Bodo ovatus St.

P. parva Naegler, 5—8 μ lang, vielleicht = Bodo minimus Klebs.

Fig. 544. Bodo gryllotalpae (Grassi). (Nach Grassi.)

Hierher ist wohl auch Bodo urinarius (Künstler) zu stellen, eine Form mit zipfelförmig ausgezogenem Vorderende, von 10 μ Länge und 4 bis 5 μ Breite, welche in frisch gelassenem Harn gefunden wurde. Ob es sich um ein häufigeres Vorkommen in erkrankten Harnorganen oder nachträgliche Entwicklung im stehenden Harn handelt, ist noch strittig, letzteres aber wahrscheinlich.

Auch in niederen Tieren sind im Darm Bodo-ähnliche Flagellaten gefunden worden, z. B. Bodo gryllotalpae (Grassi) im Darm der Larven der Ameisengrille (Gryllotalpa). Bei dieser schlanken, am Hinterende zipfelförmig ausgezogenen Form von 15—16 μ Länge und 2—3 μ Breite, findet sich an der Basis der Geißeln ein heller Fleck, der vielleicht dem Blepharoplast entspricht.

---

Zu den freilebenden Bodoniden gehört nach neueren Untersuchungen die Gattung Rhynchomonas Klebs, deren vordere Geißel mit einer dicken Hülle von Protoplasma umgeben ist und so den Eindruck einer rüsselähnlichen Bildung macht.

## Gattung: **Trypanophis** Keysselitz.

1903 Poche, F., Ueber zwei neue in Siphonophoren vorkommende Flagellaten etc. In: Arb. a. d. Zool. Inst. Vol. 14. p. 307.

1904 Keysselitz, G., Ueber Trypanophis Grobbeni. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 3. p. 367.

Trypanophis Grobbeni Poche (Fig. 545) ist ein langes, schlankes Flagellat, welches am Vorderende eine kurze Geißel besitzt, die von einem kräftigen Blepharoplast entspringt; von dem letzteren geht auch der Randfaden der undulierenden Membran aus, welcher sich über das spitze Hinterende in einer kurzen freien Geißel fortsetzt. Im Körper lassen sich eigenartige rundliche oder eckige Ge-

bilde in einer Längsreihe nachweisen. Der große Kern liegt in der Mitte. Fortpflanzung unbekannt.

Die Form kommt im Gastralraum verschiedener Siphonophoren vor. Mittelmeer.

## Gattung: **Trypanoplasma** Lav. u. Mesn.

### 1. Trypanoplasma Borreli Lav. u. Mesn.

1901 Laveran et Mesnil, Sur les flagellés à membrane ondulante des poissons (genre Trypanosoma Gruby et Trypanoplasma n. gen.). In: C. R. Acad. Sci. Paris. Vol. 133. p. 670.

Die Gattung Trypanoplasma[1]) besteht aus parasitischen Formen, welche im Blut von Wirbeltieren, im Darm und anderen Organen von Wirbeltieren und Wirbellosen vorkommen.

Fig. 545.

Im inneren Bau entsprechen sie vollkommen der Gattung Bodo; die mehr oder weniger an der Pellicula anhaftende Schleppgeißel verursacht die Bildung einer undulierenden Membran, welche den Habitus der Arten dem von Trypanosomen vielfach sehr ähnlich macht. Körper- und Kern-

Fig. 546.

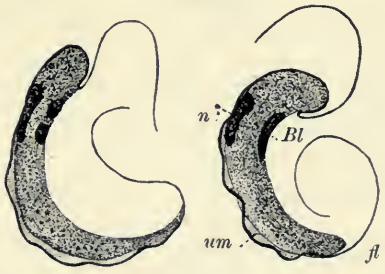



Fig. 545. Trypanophis Grobbeni Poche. (Nach Keysselitz.)
Fig. 546. Trypanoplasma Borreli L. u. M. *n* Kern. *Bl* Blepharoplast. *um* Undulierende Membran. *fl* Deren Fortsatz, freie Geißel. (Nach Laveran und Mesnil.)

teilung verlaufen sehr ähnlich wie bei Bodo. Die Gattung steht in einem ähnlichen Verhältnis zu Bodo, wie Trypanosoma zu Herpetomonas.

Die Trypanoplasmen, welche bei Süßwasserfischen eine weite Verbreitung haben, besitzen einen länglichen, meist vorn breiteren, hinten zugespitzten Körper. Ihre Form ist meist etwas sichelförmig gekrümmt. Der Körper ist stark metabolisch und zu undulierenden Bewegungen fähig. Die Pellicula ist oft viel dünner als bei den Trypanosomen, wie schon die viel bedeutenderen Verzerrungen bei Anfertigung von Trockenpräparaten beweisen. Nahe dem Vorderende

1) Neuerdings wurde der Namen Cryptobia Leydy 1846 für Trypanoplasma ausgegraben. Da über die so benannte Form keine wesentliche Literatur existiert, wohl aber über Trypanoplasma, bedeutet die Benützung des alten Namens eine nicht zu rechtfertigende Erschwerung der wissenschaftlichen Arbeit.

entspringt eine nach vorn ragende freie Geißel vor dem sehr großen, stark färbbaren Blepharoplasten, welcher seitlich und rückwärts vom Vorderende gelegen ist. In der gleichen Gegend entspringt außerdem ein sehr starker Stützfaden, welcher sich als Randfaden einer undulierenden Membran am Vorderrande entlang und an dem dem Blepharoplasten gegenüber gelegenen Körperrand nach hinten zieht (Fig. 547). Meist löst sich vor dem Hinterende eine oft sehr lange Geißel los, welche also inklusive dem Randfaden der undulierenden Membran der Schleppgeißel eines Bodo entspricht. Die Saumgeißel trennt sich bei Trypanoplasma nicht selten vom Körper, so daß ein vollkommen zweigeißeliges Tier entsteht. Zwischen Blepharoplast und Körperrand sind die zwei Basalkörner der beiden Geißeln erkennbar.

Gegenüber dem Blepharoplasten liegt nahe dem Rand, an welchem die undulierende Membran entlang zieht, der Kern, welcher sich meist viel schwächer färbt als der Blepharoplast.

Fig. 547.

Fig. 548 A und B.

Fig. 547. Trypanoplasma cyprini M. Plehn. *Bl* Blepharoplast. *N* Kern. Vergr. ca. 2000. (Orig. nach einem Präparat von Dr. Marianne Plehn.)

Fig. 548 A und B. Trypanoplasma cyprini M. Plehn. A Erwachsenes Individuum aus dem Blut des Karpfens. B Form aus dem Darm von Hemiclepsis marginata, 4 Tage nach dem Saugen. (Nach Brumpt.)

Die Teilung erfolgt durch Zweiteilung, auch multiple Teilung scheint vorzukommen. Keysselitz glaubte nach Analogie der Trypanosomen auch bei den Trypanoplasmen im Fischblut schon Differenzierung in drei Typen unterscheiden zu können. Männliche, weibliche und indifferente Formen seien allerdings nicht sehr scharf unterschieden.

Die Differenzierung sei vor allem im Darm der Fischegel zu erkennen, wo auch Kopulation vorkomme. Doch liegen hier offenbar dieselben Verwechslungen vor, wie bei den Trypanosomen.

Vielmehr ändern ähnlich den Trypanosomen auch die Trypanoplasmen im Darm der Blutsauger ihre Form und nehmen Gestalten an, welche den „Kulturformen“ der Trypanosomen entsprechen, d. h.

sie werden schmäler, die undulierende Membran wird viel schwächer, und damit ändert sich auch die Bewegungsweise (vgl. Fig. 548 B).

Fig. 549 a—e. Stadien von Trypanoplasma cyprini. a u. b Ungeteilte Individuen von verschiedenem Aussehen. c—e Teilungsstadien. (Alle aus dem Darm des Blutegels Hemiclepsis marginata. Vergr. ca. 1500. (Nach Martin.)

Als Ueberträger der in Karpfen, Schleien, Brachsen und anderen Süßwasserfischen vorkommenden Trypanoplasmen wird der Fischegel, Piscicola geometra (Abbildung s. Fig. 648, S. 502) bezeichnet. Doch hat Keysselitz die gleichen Phänomene, wie in diesem, auch im Blutegel, Hirudo medicinalis (L.), beobachtet. Léger hat aus Cobitis barbatula ein Trypanoplasma varium beschrieben und dessen Entwicklung in dem Egel Hemiclepsis marginata beobachtet. Ob diese Form, sowie das T. cyprini M. Plehn, T. Guernei Brumpt u. a. besondere Arten sind, ist noch unentschieden. Brumpt glaubt, daß die verschiedenen Trypanoplasmaarten sich in verschiedenen Egeln weiterentwickeln, was Keysselitz bezweifelte. Brumpt gab an, daß die Formen aus Scardinius, Cottus gobio etc. sich in Piscicola, während die aus Karpfen, Schleien, Brachsen etc.

Fig. 550. Trypanoplasma congri. a Normales Tier mit langgestrecktem Blepharoplast. b Teilungsstadium. Vergr. ca. 1500. (Nach Martin.)

sich in Hemiclepsis weiterentwickeln. Wahrscheinlich liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei den Trypanosomen in ihren Beziehungen zu den blutsaugenden Insekten. Geschlechtliche Formen und Befruchtungsvorgänge sind ebensowenig wie bei den Trypanosomen nachgewiesen.

### 2. Trypanoplasma intestinalis Léger.

1905 Léger, L., Sur la présence d'un Trypanoplasma intestinal chez les poissons In: C. R. Soc. Biol. Vol. 58. p. 511.

Eine sehr kleine Form, von birnförmigem Körper mit langem Schwanzanhang (Fig. 551). Länge des Körpers (ohne Schwanzanhang) 14 μ; Länge der vorderen Geißel 16 μ; der hinteren Geißel samt Schwanzanhang 16 μ. Längs der undulierenden Membran häufig eine regelmäßige Längsreihe von Granulationen.

Fig. 551 A u. B. Trypanoplasma intestinalis Lég. A Exemplar mit Längsreihe von Granulationen. B Exemplar mit Verdoppelung des Blepharoplasts. (Nach Zeichnungen von Léger aus Woodcock.)

Die Art wurde im Oesophagus und vorderen Teil des Magens bei dem Fisch Box salpa im Mittelmeer gefunden. Nach neueren Untersuchungen von Martin erinnert diese Form eher an Trichomonaden; sie hat nach ihm 3 vordere freie Geißeln und eine undulierende Membran. Auch besitzt sie eine vordere Mundöffnung, durch welche sie geformte Nahrung aufnimmt. Er nennt sie daher Trypanoplasmoides intestinalis (Léger).

Außer dieser Form gibt es aber sicher eine Reihe von nicht blutbewohnenden, parasitischen Bodoninen, welche in mancher Beziehung Uebergangsformen zwischen Bodo und Trypanoplasma darstellen.

Trypanoplasma Dahlii (Moebius) (= Heteromita Dahlii Apstein = Trypanoplasma ventriculi Keysselitz = Diplomastix Dahlii Moebius).

Diese Form kommt im Magen eines marinen Fisches Cyclopterus lumpus vor, dessen Inhalt sehr schwach sauer ist. Die Art unterscheidet sich von den Bluttrypanoplasmen durch den Besitz eines Cytostoms, durch welches geformte Nahrung aufgenommen wird, wie die Nahrungsvakuolen am Hinterende beweisen. Obwohl die Schleppgeißel dem Körper anliegt, ist keine undulierende Membran ausgebildet. Nordsee.

Trypanoplasma congri Martin und Elmhirst, lebt im Magen des Meeraals Conger niger, nähert sich schon mehr den typischen Bluttrypanoplasmen (Fig. 550).

Trypanoplasma helicis (Leidy) (= Cryptobia helicis Leidy = Bodo helicis Diesing) findet sich in den Geschlechtsorganen von Schnecken der Gattung Helix. Die Art nähert sich in vielen Punkten offenbar auch den freilebenden Bodoniden. Die Uebertragung geschieht wohl mit den Spermatophoren bei der Begattung, so daß ein Wirtswechsel nicht in Frage kommt.

Trypanoplasma dendrocoeli Fantham und Portet wurde im Darmkanal des Turbellars Dendrocoelum lacteum beobachtet. Hier

soll Cystenbildung im Darm und Infektion der Eier und damit Vererbung des Parasiten vorkommen.

T. ranae ist eine fragliche Form, welche Walker auf Plattenkulturen aus dem Darm von Rana palustris in Nordamerika gezüchtet haben will (ob Verwechslung mit Trichomonas?). T. vaginalis Hesse wurde in der Vagina des Blutegels beobachtet.

## II. Ordnung.

## **Polymastigina** Blochmann.

Die Flagellaten dieser Ordnung sind ebenfalls meist kleinere Formen und stets einzellebend. Am Vorderende entspringen 2 bis

Fig. 552.

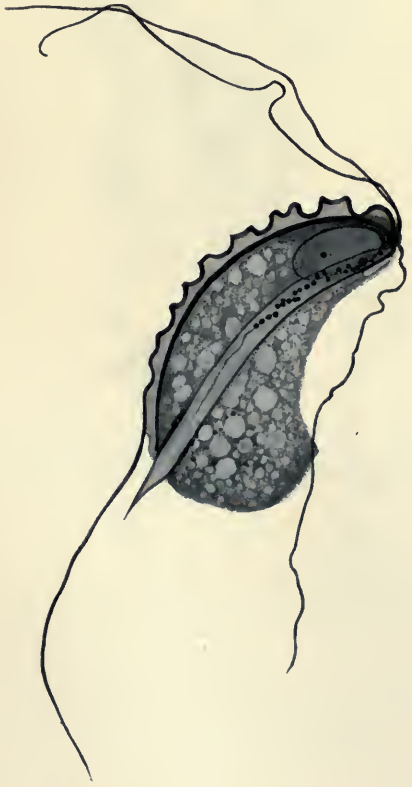


Fig. 553.

Fig. 552. Trichomonas lacertae. Exemplar mit starker Randfibrille und mächtigem, formgebendem Achsenstab. (Original nach Zeichnung von Prof. Kühn.)

Fig. 553. Trichomonas batrachorum Perty (= angusta Alexeieff?). Exemplar mit Parabasalapparat. Vergr. 1000. (Nach Janicki.)

6 Geißeln, von denen mindestens eine als Schleppgeißel nach hinten ragt; sie kann auch zum Teil oder ganz mit der Pellicula des Flagellaten verbunden sein und so eine undulierende Membran erzeugen. Die Geißeln entspringen von dicht zusammengelagerten Basalkörnern. Bei manchen Formen wird ein Blepharoplast beschrieben. Doch scheint es sich dann meist um eine die Basalkörner zu einer Einheit vereinigende färbbare Masse zu handeln.

Besonders eigenartig ist bei Polymastiginen das Vorkommen eines Parabasalapparates (vgl. S. 30 und 582).

Meist haben die Polymastiginen eine sehr zarte Pellicula; so haben denn manche Formen sehr metabolische Körper von ovaler und rundlicher Form, und erinnern im äußeren Aussehen an Protomonadinen.

Nicht selten sind aber bei den Polymastiginen und speziell bei den höher ausgebildeten Formen unter ihnen stützende Skelettsubstanzen im Innern des Plasmas ausgebildet, welche dazu beitragen, dem Körper eine konstante Eigenform zu verleihen (vgl. S. 53). So haben viele Arten Achsenstäbe, andere stabähnliche Bildungen in der Pellicula. Diese Gebilde werden allerdings verschieden gedeutet (vgl. S. 583 u. 628).

Die Kerne sind offenbar komplizierter gebaut, als bei den niederen Flagellaten; sie sind meist nicht kugelig und entbehren manch-

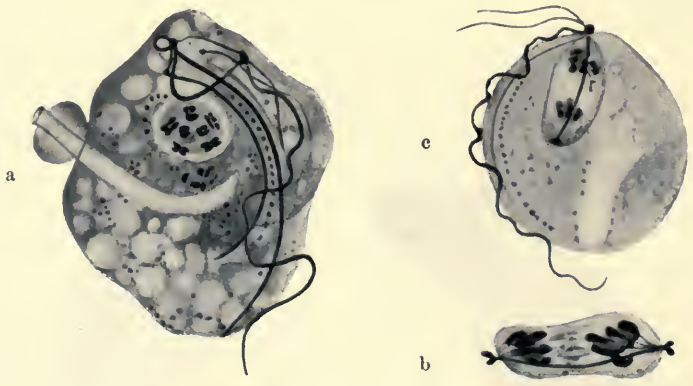



Fig. 554 a—c. Teilungsvorgänge am Kern und Fibrillenapparat bei Trichomonas-Arten. a und b T. caviae Dav. a Bildung tetradenähnlicher „Chromosomen". b Anaphase der Kernteilung. c Trichomonas muris Hartm. Kernteilung. Vergr. 2000—3000. (Nach Kuczynski.)

mal eines zentralen Karyosoms (?). Im einzelnen ist ihr Bau noch wenig erforscht. Dagegen hat man einige der Grundzüge ihrer Teilung erforscht, welche wichtige Unterschiede gegenüber den Protomonadinen erkennen lassen. Auch bei ihnen bleibt die Kernmembran offenbar stets bei der Teilung erhalten, wenn sie auch oft schwer nachweisbar ist. Chromosomen-ähnliche Bildungen treten auf, lassen sich eventuell zählen und werden gleichmäßig auf die Tochterkerne verteilt. Bezeichnend ist das Fehlen eines intranukleären Teilungsapparates, wie ihn die Protomonadinen in der Hantelbildung des Karyosoms aufweisen. Immerhin sind intranukleäre Spindelfasern erkennbar. Dagegen tritt ein extranukleäres Teilungsorgan in Gestalt einer Zentralspindel auf, welche neben dem Kern sich ausstreckt und an welche der Kern sich bei der Teilung anlehnt. Diese Zentralspindel (Paradesmose) geht aus der Teilung des sogenannten Blepharoplasten hervor. Bei ihrer Durchtrennung soll sie nach einigen Autoren die Achsenstäbe der Tochtertiere liefern, während der alte

Achsenstab des Muttertiers resorbiert wird (vgl. Fig. 573). Janicki hat diese Teilungsart als den Grassischen Teilungstypus bezeichnet (vgl. S. 608).

Ganz neuerdings geben Kofoid und Swezy an, daß die Tochterachsenstäbe durch Längsteilung des alten Achsenstabes entstehen (Fig. 575, S. 586), während die Paradesmose des Blepharoplasts resorbiert wird. Ihre Darstellungen und Abbildungen machen einen überzeugenden Eindruck und erfordern wohl eine Revision der bisherigen Annahmen über den Grassischen Teilungstypus.

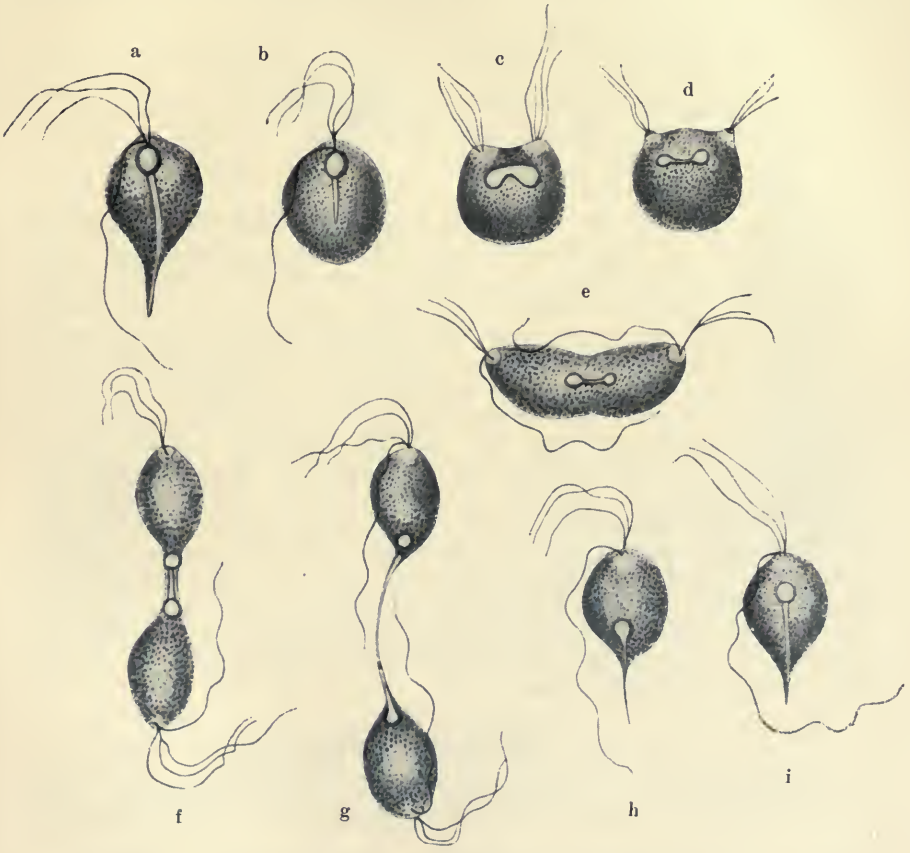



Fig. 555 a—i. Eutrichomastix serpentis Dob. Teilungsvorgang nach lebend beobachteten Stadien. a Normales Tier, b Verkürzung, Abrundung, Schwinden des Achsenstabs. c—g Fortschreitende Zweiteilung. h und i Rückkehr von Kern und Achsenstab in die normale Lage. Vergr. 1000. (Nach Dobell.)

Mundöffnungen am vorderen Ende mit trichterförmigem oder sonstwie gestaltetem Schlund sind bei zahlreichen Arten beschrieben worden; sie nehmen fast alle geformte Nahrung: Bakterien, Pilzsporen, andere Organismen, auch Detritus auf. Einige Formen sind auch saprosmisch. Kontraktile Vakuolen fehlen.

Geschlechtliche Vorgänge sind zwar bei einer Reihe von Formen beschrieben worden, sind aber vielfach bestritten und durchaus problematischer Natur. Bei keiner Art sind sie sicher erkannt.

Cystenbildung ist allgemein verbreitet und das wesentliche Mittel zur Infektion und Verbreitung bei diesen Parasiten. Die Cysten meist Dauercysten, scheinen in einigen Fällen auch Vermehrungscysten zu sein.

Alle Polymastiginen sind Parasiten und zwar meist im Darm von Würmern, Mollusken, Arthropoden, vor allem Insekten und Wirbeltieren. Einige befallen auch den Menschen.

Bemerkenswert ist die steigende Komplikation im Bau und die deutliche Ueberleitung zu der noch komplizierter gebauten Ordnung der Hypermastigina (S. 606).

Wir teilen die Ordnung in die Familien der:

1) Prowazekellidae n. fam.,
2) Trimastigidae Senn.,
3) Tetramitidae Bütschli em. Doflein,
4) Polymastigidae Bütschli em. Doflein,
5) Calonymphidae Grassi,
6) Dinenymphidae Grassi.

Unter ihnen nimmt die Familie der Calonymphidae eine besondere Stellung ein. Sie besteht aus vielkernigen großen Tieren mit vielen Geißeln. Das Besondere an ihrem Bau ist die vielfache Wiederholung einer Organellengruppe, welche mit dem Kern eng verbunden sein kann. Sie besteht aus Kern mit plasmatischen Differenzierungen + Blepharoplast + Geißeln + Achsenstab + Parabasalapparat und wird von Janicki als Karyomastigont bezeichnet. Mehrere hundert solcher Organellengruppen können bei den Calonymphiden in einem Protozoenkörper vereinigt sein. Ja es können die Organellengruppen ohne die Kerne auftreten und bestimmte Regionen des Körpers einnehmen (vgl. S. 602). Wir haben schon früher bei Herpetomonaden vorübergehende Bildung solcher Körper mit Vervielfachung der Organellen angetroffen und werden sie bei Trichomonaden und Lophomonaden wieder finden. Es liegt nahe, diese Erscheinung mit der Ueberernährung der Parasiten in Zusammenhang zu bringen und anzunehmen, daß bei Formen wie den Calonymphiden die Vervielfachung der Kerne mit den zugehörigen Organellen zu einer erblichen Eigenschaft geworden ist.

### 1. Familie: **Prowazekellidae** Doflein.

Zweigeißelige Formen mit kugeligem Kern, Blepharoplast, Parabasalapparat und letzteren mit dem Blepharoplasten verbindender Fibrille.

#### Gattung: **Prowazekella** Alexeieff.

**Prowazekella lacertae** (Grassi).

1878 Heteromita lacertae Grassi.
1879 Schedaeocercomonas lacertae viridis Grassi.
1881 Grassi, in: Atti Soc. ital. Sci. nat. Vol. 24. p. 167.
1904 Prowazek, Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. In: Arb. K. Gesundheitsamt. Vol. 21. p. 1.
1911 Alexeieff, in: Arch. Zool. expér. et gén. Vol. 46. Sér. 5. Vol. 6. p. 491 und: Zool. Anz. Vol. 39, 1912. p. 674.

Eine Uebergangsform zwischen Bodoninen und Polymastiginen scheint diese Art darzustellen, welche eine gewisse Rolle in der Ge-

schichte der Protozoenkunde gespielt hat. Sie wurde eine Zeitlang zur Gattung Bodo gerechnet, nachdem sie Grassi 1878 unter dem Namen Heteromita lacertae beschrieben hatte. Da sämtliche früheren Namen mit denen anderer Arten synonym sind, so ist der Name gültig, den Alexeieff 1911 gegeben hat.

Schlankes Flagellat von lanzettlicher oder birnförmiger Gestalt mit leicht spiraliger Drehung des Hinterendes. Länge 6—14,5 μ,

Fig. 556.

Fig. 557.

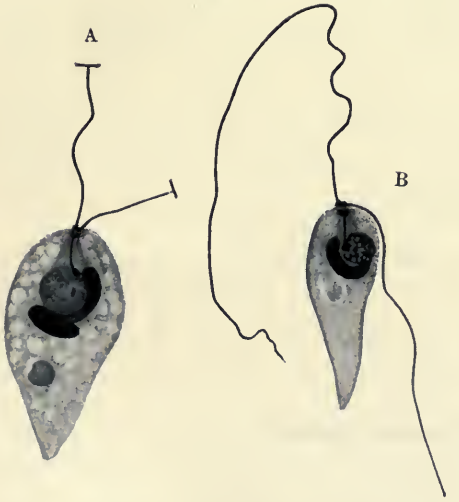



Fig. 558.

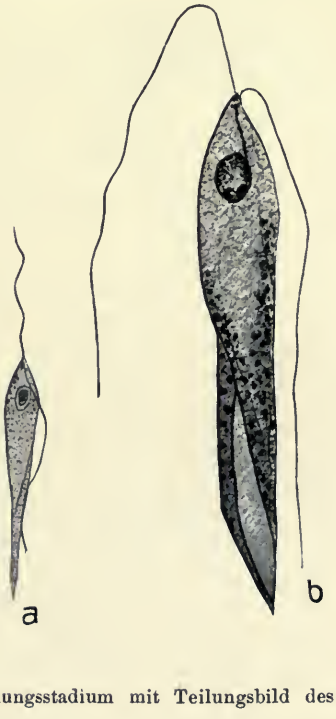



Fig. 556. Prowazekella lacertae (Grassi). Teilungsstadium mit Teilungsbild des Parabasalapparats. Vergr. 2250. (Nach Alexeieff.)

Fig. 557 A u. B. Prowazekella (Heteromita) lacertae (Grassi), zwei Exemplare mit verschieden stark ausgebildetem wurstförmigem Parabasalapparat, massigem Kern, Stützfibrille; zwei Geißeln mit Basalkörnern, Geißeln nur in B ganz ausgezeichnet. (Original von Prof. Kühn.)

Fig. 558 a u. b. Prowazekella lacertae Grassi. Form ohne Parabasalapparat. a nach dem Leben, b nach gefärbtem Präparat. (Nach Prowazek.)

Breite 2—6 μ. Am verbreiterten Vorderende entspringen zwei Geißeln, von denen die eine, nach vorn gerichtete, dreimal so lang wie der Körper wird. Die zweite, als Schleppgeißel nach hinten gerichtet, ist doppelt so lang wie der Körper. Der Basalapparat der Geißeln ist kompliziert: von den zwei oberflächlich gelegenen Basalkörnern der Geißeln geht ein Rhizoplast zum Kern. In dessen Umgebung finden sich Körner besonderer Art und stäbchenähnliche Gebilde. Rückwärts vom kugeligen, bläschenförmigen Kern liegt ein eigenartiger färbbarer, dichter Körper, der Parabasalapparat, der band- oder wurstförmig sein

kann. Bei der Teilung werden Kern und Parabasalapparat geteilt. Der Parabasalapparat scheint nicht absolut konstant vorzukommen.

Zweiteilung und eventuell auch multiple Teilungen in Cystenhüllen sind beschrieben worden. Die angeblichen zuerst von Prowazek beschriebenen Autogamiecysten und anisogamen Kopulationsstadien sind nicht wieder gefunden worden. Die „Autogamiecysten" waren wahrscheinlich Stadien anderer Organismen, welche irrtümlich zu Prowazekella gezogen wurden.

Die Ernährung des Tiers, dem eine Mundöffnung fehlt, ist saprosmisch.

Die Art kommt in der Kloake von Eidechsen (z. B. Lacerta agilis, viridis, muralis) vor, wo sie sehr regelmäßig und in großen Mengen zu finden ist. Nach Alexeieff findet sie sich auch häufig in Molchen (Molge sp.), Salamandra maculosa und Axolotl (Siredon pisciformis).

### Gattung: **Embadomonas** Mackinnon.

1910 Mackinnon, New protist parasites from the intestine of Trichoptera. Parasitology. Vol. 3. p. 245.

Vielleicht ist die noch unvollkommen beschriebene Gattung hier einzufügen. Es ist eine zweigeißelige Form mit großem Cytostom; von den Geißeln ragt die eine ins Cytostom und dient der Herbeistrudelung von Nahrung (Bakterien), während die andere die Bewegung vermittelt. Kern kugelig, an ihm ein stark färbbares Gebilde anliegend (ob Parabasalapparat?).

Ovale Cysten mit doppelter Hülle beobachtet.

Verschiedene Arten im Darm von Insekten (Trichopteren, Tipulalarve).

E. agilis Mack., E. Alexeieffi Mack.

Die Gattung scheint zu Chilomastix überzuleiten.

## 2. Familie: **Trimastigidae** Senn.

Ungenügend bekannte Formen mit drei Geißeln. Innerer Bau noch gänzlich unerforscht.

### Gattung: **Trimastix** Kent.

Diese Gattung ist noch sehr ungenau beschrieben. Sie soll eine nach vorn gerichtete Schwimmgeißel und zwei Schleppgeißeln besitzen, an einem Seitenrand sich ein hyaliner Plasmasaum hinziehen. Im Vorderende soll eine kontraktile Vakuole sich finden, im Hinterende der bläschenförmige Kern. Mundöffnung ist nicht beobachtet worden.

T. marina Kent, marin; von dieser Art ist weder Nahrungsaufnahme, noch Vermehrung oder Cystenbildung bekannt. Länge 18 μ.

Vielleicht gehört eine von Alexeieff im Darm des Meeresfisches Motella tricirrata gefundene Form in die Nähe dieser Gattung. Doch scheint der Zellbau ganz abweichend zu sein. Alexeieff benannte die Form Trimitus motellae Al.

Ebenfalls noch ungenügend bekannt und vor allem im Zellbau noch gar nicht studiert sind die dreigeißeligen Gattungen Dallingeria Kent und Elvirea Parona. Erstere und die bei ihr angeb-

lich beobachteten geschlechtlichen Vorgänge sind wohl das Produkt der Phantasie schlechter Beobachter.

### Gattung: **Protrichomastix** Alexeieff.

1910 Alexeieff, in: Arch. Zool. expér. et gén. Sér. 5. Vol. 6. Notes et Revue. p. XVII.

Protrichomonas Legeri Alexeieff, eine dreigeißelige Form aus dem Anfangsdarm des marinen Fisches Box salpa (Fig. 559).

Am Vorderende vor dem ovalen Kern drei Basalkörner. Von ihnen geht eine Fibrille aus, welche sehr an den Basalfaden der undulierenden Membran von Trichomonas erinnert. Alexeieff glaubt in ihr eher Andeutungen eines Achsenstabes zu erkennen; seine Figuren scheinen ferner Gebilde, welche an einen Parabasalapparat erinnern, zu zeigen. Ein genaueres Studium der interessanten Form bleibt abzuwarten, um ihre Beziehungen zu Trichomonas aufzuklären. Vielleicht handelt es sich eher um eine rückgebildete oder degenerative Form. Ihre Einordnung an dieser Stelle ist also nur vorläufig.

Fig. 559. Protrichomonas Legeri Alexeieff. Vergr. 1500. (Nach Alexeieff.)

## 3. Familie: **Tetramitidae** Bütschli.

Im Gegensatz zu den Trimastigidae ist die Familie der Tetramitidae in neuerer Zeit genauer erforscht und auch in ihrem feineren Bau untersucht worden. Sie besteht aus Arten mit 4 oder mehr Geißeln, von denen unter Umständen eine in eine undulierende Membran umgewandelt sein kann. Der Körper ist oval oder birnförmig, meist vorn breiter als hinten. Die Pellicula ist meist zart; doch finden sich in ihr oder im Innern des Körpers vielfach Fibrillen, Achsenstäbe und sonstige Verfestigungen, durch welche die Eigenform der Arten bestimmt wird. Die Basalkörner der Geißeln sind meist in einen kugeligen Körper zusammengefaßt, der von den Autoren „Blepharoplast" genannt wird, obwohl er nicht mit dem so benannten Gebilde der Herpetomonadinen und Bodoniden homologisiert werden darf. Der Kern liegt am Vorderende und ist in seinem feineren Bau noch nicht genügend untersucht. Auch von der Teilung des Kerns sind nur einzelne Stadien bekannt (S. 584), während die Körperteilung bei einigen Formen genauer beschrieben wurde (s. u.). Dauercysten sind bei vielen Formen beschrieben. Geschlechtliche Vorgänge sind angegeben, aber die Schilderungen sind mit Recht sehr angezweifelt worden.

In der Familie sind einige wenige freilebende Gattungen aus Meer und Süßwasser bekannt; daneben zahlreiche parasitische Formen, deren Zahl in den letzten Jahren durch neue Entdeckungen immer mehr zunimmt.

### Gattung: **Tetramitus** Perty.

1892 Klebs, Flagellatenstudien, in: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 55. p. 325.

Die Gattung umfaßt freilebende Formen aus Meer- und Süßwasser, welche einen etwas formveränderlichen, ei- oder birnförmigen Körper und eine muldenförmige Mundöffnung am Vorderende besitzen. Am Vorderende sitzen 4 ungleiche Geißeln, von denen meist drei nach vorn und die vierte nach hinten gerichtet sind. Nimmt geformte Nahrung auf. Kontraktile Vakuole im Hinterende. Feinerer

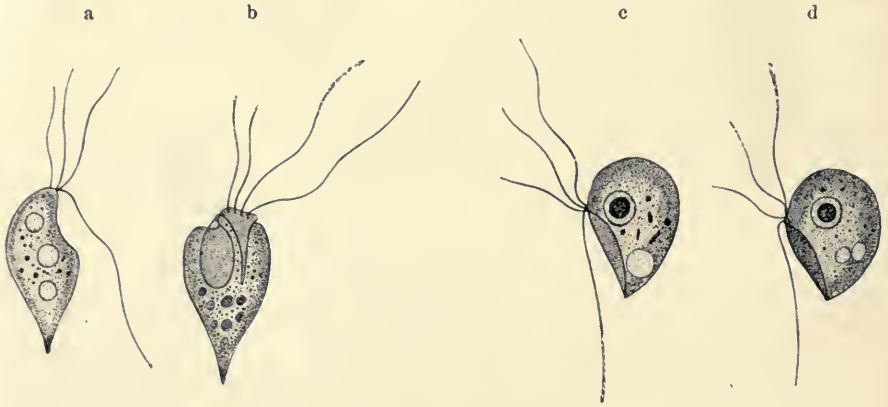



Fig. 560 a—d. a Tetramitus descissus Perty. b T. rostratus Perty. c u. d T. pyriformis Klebs. Vergr. ca. 1000. (Nach Klebs.)

Bau noch nicht untersucht. Längsteilung beobachtet, dagegen noch keine Dauerstadien.

Tetramitus descissus Perty (Fig. 560 a), T. pyriformis Klebs (Fig. 560 c und d), T. rostratus Perty (Fig. 560 b) alles Süßwasserbewohner.

### Gattung: **Collodictyon** Carter.

Breitbirnförmige Arten, deren Hinterende breit abgestutzt ist, oder in einen oder mehrere Zipfel ausläuft; stark metabolisch oder

Fig. 561. Collodictyon triciliatum Carter. (Nach Stein.)

sogar amöboid, Pellicula sehr zart. Kontraktile Vakuole und Kern am Vorderende. Keine bestimmte Mundöffnung beobachtet; feste Nahrung wird angeblich an der ganzen Körperoberfläche aufgenommen.

Am Vorderende 4 gleichlange Geißeln, gemeinsam entspringend, in symmetrischer Anordnung.

Süßwasserformen: Collodictyon triciliatum Carter (Fig. 561).

An dieser Stelle sei auch eine Gattung erwähnt, welche nach neueren Untersuchungen an eine ganz andere Stelle des Systems gehört; da aber jene Untersuchungen noch nicht veröffentlicht sind, sind wir genötigt, die Gattung noch an ihrem alten Platz zu belassen:

## Gattung: **Costia** Leclerq.

### **Costia necatrix** (Henneguy).

1884 Bodo necator Henneguy. In: Arch. Zool. exp. gén. (2) Vol. 2. p. 404. Pl. 21.
1890 Costia necatrix Leclerq. In: Bull. Soc. belg. d. Microscop. Vol. 16.
1894 Tetramitus Nitschei Weltner. In: Nitsche und Weltner, Biol. Centr. Vol. 16. p. 25.
1903 Moroff, Beitrag zur Kenntnis einiger Flagellaten. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 3. p. 84.
1904 Hofer, Handbuch der Fischkrankheiten. München. p. 115.
1909 Léger, L., La Costiase et son traitement chez les jeunes alevins de truite. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 148. p. 1284—1286. — Ann. Univ. Grenoble. Vol. 21. p. 437–440.

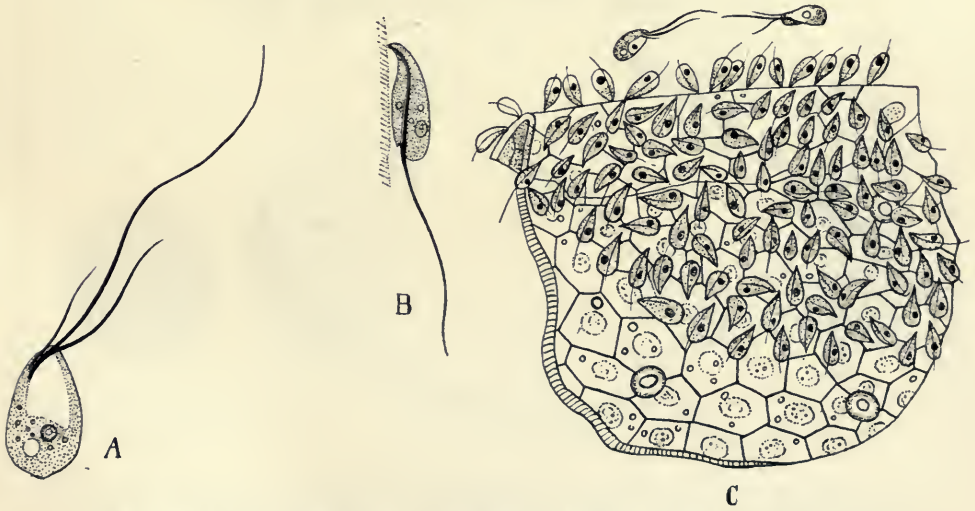



Fig. 562 A—C. Costia necatrix (Henneguy). A Tier vom Rücken, B von der Seite. C Epithel der Forelle mit zahlreichen Costien. (Nach Henneguy.)

Das Flagellat ist vorn abgerundet oder abgestutzt, hinten breit abgerundet; die Gesamtform ist etwa oval, dabei ist das Tier dorsoventral abgeflacht. Am vorderen Ende befindet sich auf der Bauchseite eine tiefe Grube, welche sich fast über die ganze Breite des Tieres und seine halbe Länge ausdehnt (Fig. 562 A). In der Ruhe faltet sich nun diese Grube zu einer Rinne zusammen, welche die Anheftung vermittelt. In dieser Rinne liegen dann die Geißeln — nach Henneguy 3, nach Weltner und nach Moroff 4. —. Beim Schwimmen sind die Geißeln nach hinten gerichtet (Fig. 562 B). Nach Moroff sind zwei Geißeln lang, dienen zur Verankerung und werden bei der Bewegung nachgeschleppt, zwei kurz und dienen dem Einstrudeln der Nahrung und der Lokomotion.

Nach unpublizierten Beobachtungen von G. Entz jr. soll die Form jedoch zweigeißelig sein; die 3- und 4-geißeligen Formen seien durch Teilungsstadien vorgetäuscht. Allem Anschein nach handelt es sich demnach um eine Protomonadine, deren genaue Stellung aber noch nicht zu bestimmen ist.

Das Plasma ist hyalin, mit feinen Granulationen. Dicht hinter der Sauggrube liegt der runde Kern, noch etwas weiter gegen das Hinterende eine kontraktile Vakuole. Henneguy hat eine Vermeh-

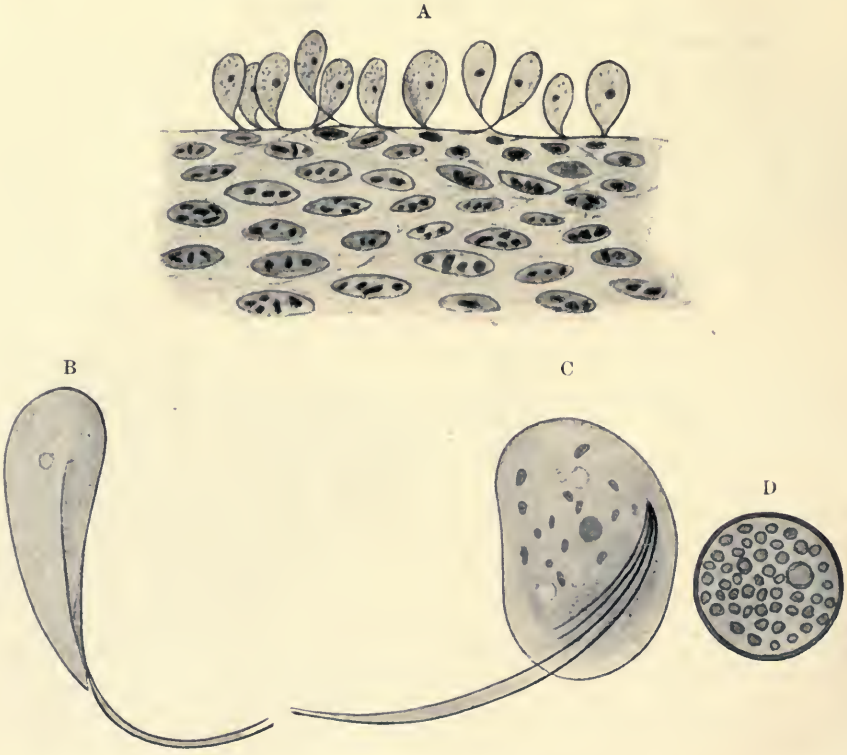



Fig. 563 A—D. Costia necatrix (Henneguy). A Schnitt durch die Haut einer Forelle mit anhängenden Parasiten. B Costia von der Seite, C von der Bauchfläche. D Cyste. (Nach Moroff.)

rung durch Querteilung beobachtet, welche aber nach Moroff als Längsteilung aufzufassen ist.

Man findet Costia als Parasiten auf der Haut von Fischen (Goldfische, Regenbogenforellen, Forellenembryonen, Schleien, Karpfen usw.). wo sie in großen Mengen vorkommen kann. Sie sitzt dann im Schleim, mit den langen Geißeln verankert, und ist mit dem Hinterende an Epithelzellen so festgesaugt, daß man sie nur mit Mühe losreißen kann, oft bleiben sie sogar bei Anwendung von allen möglichen Reagentien haften. Durch die Zusammenfaltung am Vorderende erscheint der Körper in diesem Zustand vollkommen birnförmig (Fig. 562 B und C und Fig. 563 A und B). In dieser Stellung an der Haut festgeheftet, nehmen sie ihre Nahrung auf, indem sie die zerfallenden

Epithelzellen mit ihren beiden kleinen Geißeln (?) in die Mundbucht hineinstrudeln.

Die Länge des Tieres ist 10—20 μ, die Breite 5—10 μ.

Werden die Parasiten von ihrem Wirt losgelöst, so schwimmen sie eine Zeitlang im Wasser umher, indem sie dabei um ihre Längsachse rotieren; sie sterben jedoch rasch ab, offenbar, weil das Wasser nach ihrem Aufenthalt im Hautschleim stark auf sie einwirkt (Henneguy).

Nach Moroff haben die Cysten 7—10 μ Durchmesser und sind von zahlreichen stark lichtbrechenden Körnern erfüllt (Fig. 563 D).

Meist wurde Costia in sehr großen Mengen auf den Fischen gefunden, wo sie die Haut und die Kiemen überzogen. Man erkennt dann schon mit bloßem Auge einen feinen weißlichen Belag. Auf einem hirsekorngroßen Hautstück fanden sich Tausende von Individuen. Fast jede Epidermiszelle war mit einem oder mehreren von ihnen bedeckt. Es ist unter diesen Umständen nicht verwunderlich, daß sie Entzündungen der Haut und Hämatosen in den Kiemen herbeiführen. Frisch infizierte Forellenembryonen starben nach 2 Tagen ab; Goldfische lebten länger; sie zeigten blutige Stellen an Schuppen und Flossen, fraßen sehr wenig, standen an der Oberfläche oder lagen am Grunde (die ausgeschlüpften Forellenembryonen mit Dottersäcken lagen meist auf der Seite) und gingen langsam ein.

Fig. 564. Chilomastix Caulleryi (Alexeieff). Vergr. 1450. (Nach Alexeieff.)

Verschiedene Mittel wurden ohne Erfolg angewandt: Alkohol, Jod, Salz; Henneguy hatte Erfolg zu verzeichnen, als man die Fische in Aquarien mit vielen Wasserpflanzen setzte, wo sie angeblich die Parasiten abstreifen konnten (?). Moroff heilte Tiere durch wiederholtes kurzes Bad in 5-proz. Salzlösung, Hofer empfiehlt $^1/_2$-stündiges Bad in 2—2,5-proz. Salzlösung.

## Gattung: **Chilomastix** Alexeieff.

1909 Macrostoma Alexeieff, A., Les flagellés parasites de l'intestin des batraciens indigènes. In: C. R. Soc. Biol. Paris. Vol. 67. p. 199.
1910 Alexeieff, in: Arch. Zool. expér. et gén. Sér. 5. Vol. 6. Notes et Revue p. IX.
1911 Fanapepea v. Prowazek, Zur Kenntnis der Flagellaten des Darmtraktus. In: Arch. f. Protistenkunde. Vol. 23. p. 96.

Die Gattung Chilomastix hat einen ovalen oder kegelförmigen Körper; sie ist viergeißelig; eine der Geißeln kann nach hinten gewendet sein und in den für die Gattung besonders charakteristischen sehr großen Schlund mit zart färbbarer Lippe hineinragen (Fig. 565). Der Kern ist kugelig und liegt vorn im Körper; vor ihm der sogenannte Blepharoplast mit den Basalkörnern (bei einigen Formen 2 Basalkörner).

Darmparasiten, welche sich von Bakterien und Detritus ernähren.

### **Chilomastix Caulleryi** (Alexeieff).

1909 Macrostoma Caulleryi Alexeieff, A., in: Les flagellés parasites de l'intestin des batraciens indigènes. In: C. R. Soc. Biol. Paris. Vol. 67. p. 199.

Birnförmige Art von 20—25 μ Länge und 8 μ Breite, findet sich in den Kaulquappen von Fröschen und in anderen Amphibien (Axolotl). Aehnliche Formen wurden im Blutegel und in den Meeresfischen Motella tricirrata und M. mustela gesehen. Letztere Form benennt Alexeieff C. motellae (1912) und unterscheidet sie durch die ausgesprochen spitzkegelförmige Gestalt, die Dimensionen 12 bis 18 μ:5—8 μ und den weniger stark hervortretenden, schwächer färbbaren Rand der Cytostomlippe (Fig. 564).

**Chilomastix Mesnili** (Wenyon).

1910 Macrostoma Mesnili Wenyon, C. M., A new flagellate from the human intestine. In: Parasitology. Vol. 3. p. 210.

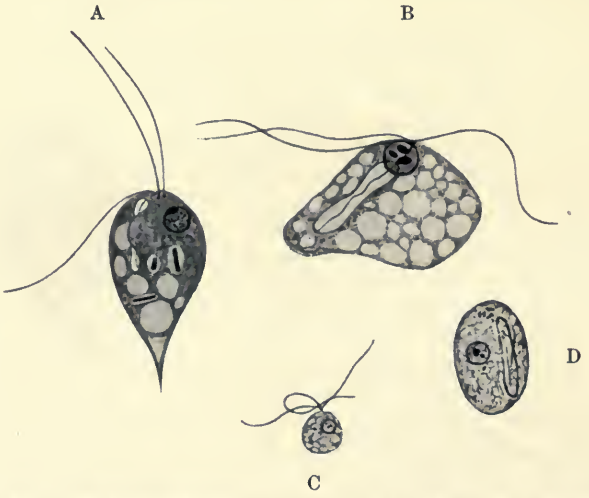



Fig. 565 A—D. Chilomastix Mesnili (Wenyon). A und B große Exemplare, C kleine Form, D Cyste. (Nach Wenyon.)

Ebenfalls birnförmig aber nur 14 μ lang, 7 μ breit; größte Exemplare 15 μ, kleinste nur 3 μ lang. Schlund $^1/_3$—$^1/_2$ der Körperlänge erreichend. Die kleinen Exemplare haben kugelige Form. Am Vorderende 3 gleich lange freie Geißeln, die vierte erstreckt sich in das Cytostom. Sie entspringen von 2 Basalkörnern. Der Kern liegt am vorderen Ende, ist kugelig, besitzt eine deutliche Membran und im Innern große färbbare Brocken. Cysten oval, 7:5,5 μ, nicht selten (Fig. 565).

Wurde zuerst in London im Seemannskrankenhause bei einem Mann von den Bahamasinseln gefunden, seither in der Krim, auf den Südseeinseln (Prowazek). Alexeieff glaubt genau die gleiche Art in dem marinen Fisch Box salpa im Enddarm gefunden zu haben. Er maß Exemplare von 25 μ Länge und 18—20 μ Breite, daneben Zwergformen von 6—7 μ Länge. Seine Cysten maßen 15 μ:10 bis 12 μ.

Chilomastix gallinarum Martin und Robertson ist ein Flagellat mit 4 gleich langen Geißeln am Vorderende des birnförmigen Körpers, welcher 9 auf 7 μ mißt; die Geißeln entspringen von einem „Blepharoplasten", welcher die vier Basalkörner umschließt (vgl.

S. 567). Hinter dem Blepharoplasten liegt ein kugeliger Kern. Seitlich vom Kern senkt sich ein tiefer Schlund ein; durch ihn nimmt Chilomastix seine aus Bakterien bestehende Nahrung auf. Zahlreiche Nahrungsvakuolen pflegen das Plasma zu erfüllen (Fig. 567).

Die Art findet sich im Blinddarm des Haushuhns.

### Gattung: **Monocercomonas** Grassi.

Kleine Arten von höchstens 15 μ Länge. Die Gestalt ist meist oval bis birnförmig, das Vorderende ist quer abgestutzt und abgerundet, doch ist kein Peristom vorhanden. Bei einigen Arten sieht man am Vorderende eine Einkerbung, welche wahrscheinlich den Ort der Mundöffnung bezeichnet. Nach hinten läuft der Körper in einen spitzen Schwanzfortsatz aus.

Dicht neben der Einkerbung, wo eine solche vorhanden ist, sonst in der Mitte des Vorderrandes entspringen die 4 gleich langen

Fig. 566.

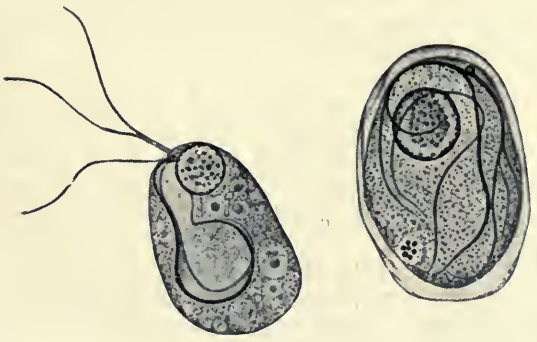



Fig. 566 a u. b. Chilomastix Mesnili (?) Wenyon. Exemplare aus Box salpa. a Freies Tier, b fertige Cyste. (Vergr. 1375. (Nach Alexeieff.)

Fig. 567.

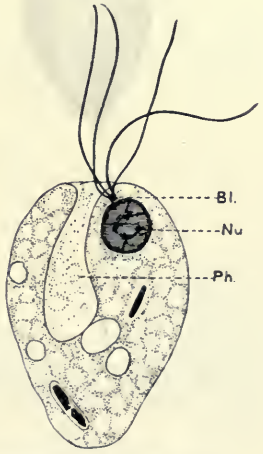



Fig. 567. Chilomastix gallinarum Mart. u. Rob. *Bl* Blepharoplast, *Nu* Kern, *Ph* Cytopharynx. (Nach Martin u. Robertson.)

Geißeln. Sie entspringen von 4 Basalkörnern, welche vor dem Kern liegen. Dieser ist bläschenförmig und enthält ein Karyosom. Unterhalb des Kerns ist ein Parabasalapparat beobachtet worden, der bei der Teilung hantelförmig zerschnürt wird. Die Arten nehmen offenbar geformte Nahrung zu sich; eine kontraktile Vakuole ist nicht beobachtet worden.

Die Angehörigen der Gattung vermögen unter gewissen Umständen in amöboiden Zustand überzugehen.

Vermehrung durch Längsteilung und Bildung kugeliger Cysten ist festgestellt.

Die Arten sind Darmbewohner bei Insekten, Amphibien und Reptilien.

#### 1. **Monocercomonas melolonthae** (Grassi).

1879 Schedaocercomonas melolonthae Grassi.
1879 Schedaocercomonas gryllotalpae Grassi.
1881 Monocercomonas insectorum Grassi. In: Atti Soc. Ital. Sci. nat. Vol. 24. p. 153.

Die Form dieses Flagellats ist ungefähr lanzettförmig, doch schwankt sie sehr; nach hinten ist der Körper verschmälert, doch fehlt ein Schwanzanhang (Fig. 568). Es wird bis zu 15 μ lang und 11 μ breit.

Ein runder Kern liegt ganz vorn, dicht hinter der Basis der vier etwa gleich langen Geißeln. Ein Achsenfaden durchzieht als formgebendes Element das Innere des Körpers. Das Plasma ist fein granuliert; in demselben sollen sich Stärkekörner finden, welche aus der Nahrung des Wirtes stammen. Vakuolen sind vorhanden, aber keine kontraktile.

Fortpflanzung usw. noch unbekannt.

M. melolonthae findet man im Enddarm der Maikäferlarven (Engerlinge) und der Gryllotalpalarven (Larven der Maulwurfsgrille). In den erwachsenen Tieren wurde sie nicht gefunden. Grassi fand den Parasiten in Italien in fast allen untersuchten Larven.

Fig. 568. Monocercomonas melolonthae (Grassi). (Nach Jollos.)

In dem Darmteil, in welchem der Parasit vorkommt, sind die Faeces ziemlich flüssig und von neutraler oder alkalischer Reaktion.

Ob der von Leidy im Darm von Melolontha quercina und M. brunnea in Amerika gefundene Bodo melolonthae mit dieser Art identisch ist, ist nicht gewiß.

Von Künstler ist ebenfalls eine verwandte Form aus Hydrophilus beschrieben worden.

Es fehlt uns überhaupt an Anhaltspunkten zur Abgrenzung der einzelnen Arten von Monocercomonas. Wahrscheinlich gibt es eine ganze Reihe von Formen in den verschiedensten Wirten.

### 2. **Monocercomonas colubrorum** Hammerschmidt.

1844 Cercomonas colubrorum Hammerschmidt. In: Hellers Archiv für physiol. Chemie und Mikroskopie. p. 83.
1884 M. coronellae Grassi. In: Atti Soc. Ital. Sci. nat. Vol. 24. p. 153.

Diese Art zeichnet sich durch einen etwas schlankeren Schwanzfortsatz aus. Sie wurde in einigen Schlangen (Coronella austriaca T.) gefunden. Alle näheren Angaben fehlen.

Vielleicht ist die Art jedoch identisch mit Dobells Trichomastix serpentis (s. u.). wie dieser Autor selbst vermutet.

### 3. **Monocercomonas bufonis** Dobell.

1908 Dobell, Cl., On the Intestinal Protozoan Parasites of Frogs and Toads. In: Proc. Cambridge Philos. Soc. Vol. 14. p. 428.

Ein ovales Flagellat mit einem großen, runden Kern und 4 nach vorn gerichteten Geißeln. Länge 12—15 μ, Breite 3—6 μ. Im Dickdarm der Kröten (Bufo sp.) selten. Von Alexeieff auch bei Triton, Froschlarven und Axolotl gefunden. Die Art hat einen deutlichen Parabasalapparat, der auch in den kugeligen Cysten bestehen bleibt (Fig. 569).

Fig. 569 a—c. Monocercomonas bufonis Dobell. a Freilebendes Individuum mit deutlichem Parabasalapparat, b ein solches in Teilung, c Cyste. Vergr. 2250. (Nach Alexeieff.)

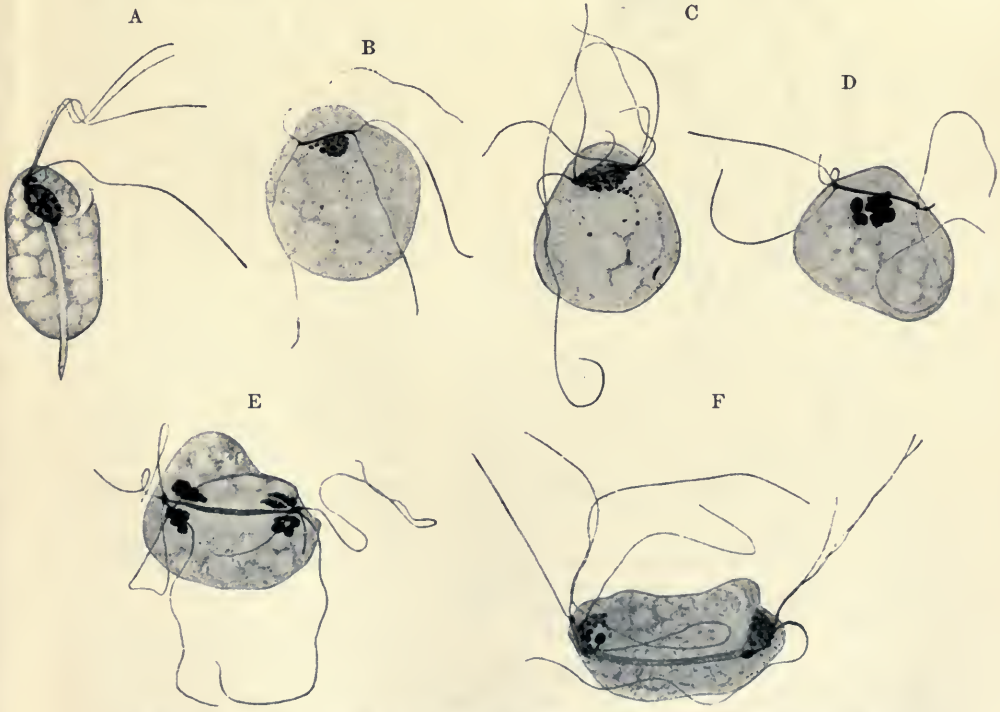



Fig. 570 A—F. Teilung der Trichomastixform von Trichomonas batrachorum Perty. A Individuum vor der Teilung, Mundspalte und Achsenstab deutlich zeigend. B 1. Stadium. Tier etwas abgerundet, Blepharoplast zum Stab ausgezogen, Geißeln 2×2 verteilt. C Kernspindel an Blepharoplaststab angelehnt, Auswachsen der neugebildeten Geißeln. D und E etwas spätere Stadien als B und C mit klumpiger Anordnung des Chromatins. Deutliche Anordnung der Blepharoplaststrukturen. F Schlußstadium der Teilung. Streckung und Auseinanderweichen der Tochtertiere. (Nach Dobell.)

Gattung: **Trichomonas** Donné.

Die Angehörigen dieser Gattung sind ziemlich klein (zwischen 4 und 50 μ). Sie haben eine im allgemeinen birnförmige Gestalt. Ihr Vorderende ist abgerundet oder etwas spitz zulaufend. Am Vorderende sitzen 3 oder 4 gleich lange Geißeln. Wenn nur 3 Geißeln vorhanden sind, so geht vom gleichen Ansatzpunkt auch eine undulierende Membran aus, welche den Körper spiralig umziehen und manchmal sich in eine freie Geißel am Hinterende des Tiers verlängern kann. Offenbar ist das Auftreten oder Fehlen der undulierenden Membran durch innere und äußere Bedingungen veranlaßt, so daß von jeder der Arten sowohl eine Trichomonas-Form mit 3 Geißeln und undulierender Membran als auch eine Trichomastix-Form mit 4 freien Geißeln und ohne undulierende Membran vorkommen kann; im letzteren Fall sind drei der Geißeln nach vorn gerichtet, die vierte mehr oder minder deutlich als Schleppgeißel nach hinten. Doch ist dies nur eine theoretische Annahme, welche allerdings durch die Analogie mit Trypanosomen und Bodoninen sehr gestützt wird. Nicht selten findet man bei Trichomonasformen Loslösung der undulierenden Membran, wodurch die Tiere vollkommen den Typus einer Trichomastix annehmen. Eine solche Loslösung des Randfadens der undulierenden Membran kann z. B. auf Druck hin erfolgen. Auch die Geißeln selbst verkleben oft untereinander.

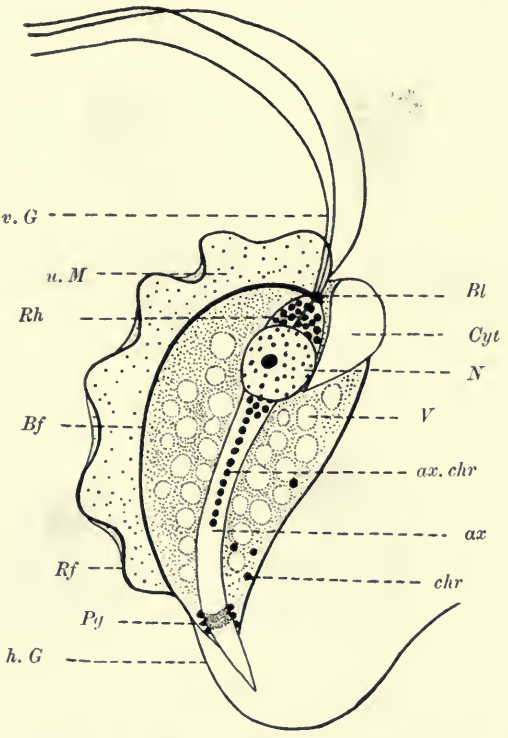



Fig. 571. Schematische Darstellung der Organisation von Trichomonas augusta Al. *Cyt* Cytostom. *ax. chr* färbbare Schollen im Achsenstab (*ax*). *Bl* Blepharoplast. *chr* färbbare Schollen im Protoplasma. *N* Kern. *Rh* Rhizoplast. *v. G* vordere Geißeln. *h. G* hintere Geißel. *u. M* undulierende Membran. *Bf* deren Basalfibrille und *Rf* Randfaden. *V* Vakuolen, *Pg* Granula am Hinterende des Achsenfadens. Vergr. 1500. (Nach Kofoid und Swezy.).

Bei den Formen mit undulierender Membran findet sich, an ihr entlang verlaufend, eine starke Fibrille, welche vom Blepharoplasten ausgeht und am Rande des Tieres bis zum Hinterende hinzieht. Ich bezeichne sie als den Basalfaden der undulierenden Membran. Ihr parallel kommen bei manchen Arten Reihen stark färbbarer Körnchen und Schollen vor. Ja, sie scheint manchmal nur durch solche Schollen vertreten zu sein. Kofoid und Swezy haben diesen Basalfaden neuerdings mit dem Parabasalapparat homologisiert. Als Beweis für ihre Annahme führen sie seinen Zu-

sammenhang mit dem Blepharoplasten und sein Hervorwachsen aus ihm bei der Neubildung an. Die früher beschriebenen Parabasalapparate von Polymastiginen (vgl. S. 567, Fig. 553) halten sie für beginnende Neubildungsstadien von Tochterparabasalapparaten. Eine endgültige Entscheidung über ihre Annahme ist noch nicht möglich, doch spricht manches für sie. Immerhin ist auffällig, daß bei Eutrichomastix serpentis eine derartige Bildung bisher nicht nachgewiesen wurde, bei einer Form, die keine undulierende Membran besitzt. Der Annahme, daß Parabasalapparat und sogenannter Blepharoplast der Herpetomonadinen homologe Bildungen sind, stimme ich zu, wie aus Darlegungen früherer Abschnitte hervorgeht (S. 30 und 476).

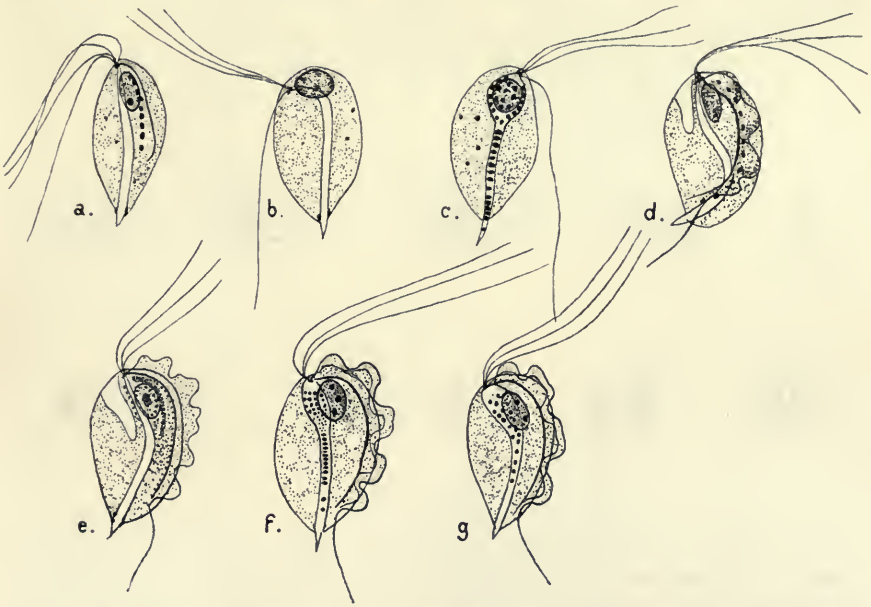



Fig. 572 a—g. Verschiedene Trichomonas-Arten in schematischen Abbildungen. a Tr. (Trichomastix) gallinarum M. und R. b Tr. (Trichomastix) batrachorum Perty. c Tr. (Trichomastix) motellae Al. d Tetratrichomonas gallinarum M. und R. e Tr. (Trichomonas) caviae (Dav.). f Tr. (Trichomonas) augusta Al. g Tr. (Trichomonas) Eberthi M. und R. (Nach Kuscynski.)

Geißeln und Randfaden der undulierenden Membran nehmen ihren Ursprung von dem sogenannten Blepharoplasten. Es ist dies eine dichte, kugelige Bildung, welche mit dem Vorderende des Achsenstabes verbunden ist. Dieser sogenannte Blepharoplast enthält offenbar in einer dichten, stark färbbaren Substanz eingehüllt die 4 Basalkörner der Geißeln. Solche sind von einigen Autoren als gesonderte Bildungen beschrieben worden.

Auch der Basalfaden der undulierenden Membran nimmt seinen Ursprung vom Blepharoplast.

Das gleiche gilt, wie schon erwähnt, vom Achsenstab, welcher aus einer glasartig durchsichtigen Masse mit offenbar dichterer Hülle besteht. Der Umriß der letzteren stellt sich im optischen Durchschnitt in Gestalt zweier feinen Linien dar, welche am spitzen Hinterende zusammenlaufen. Der wohl drehrunde Achsenstab ist am vorderen

Ende breiter, vielfach keulenförmig, und spitzt sich am hinteren Ende ziemlich plötzlich zu. Er ist augenscheinlich biegsam und wahrscheinlich sehr elastisch. Am Hinterende, da wo der Achsenstab häufig aus dem Körperplasma hervortritt, ist eine gürtelförmige Verstärkung der Hülle zu erkennen; von manchen Autoren werden an ihrer Stelle stark färbbare Körnchen eingezeichnet (Fig. 571).

Der Achsenstab wird meist als formgebendes Achsenskelett gedeutet; Betrachtung der von Trichomonaden vorliegenden Bilder lehrt, daß er unzweifelhaft eine formgebende Rolle spielt. Doch geben Kofoid und Swezy an, daß er bei den Bewegungen der Trichomonaden im Darmschleim als Bewegungsorgan dient. Er soll sehr lebhaft hin und her geschlagen werden. Man könnte aus den Beobachtungen schließen, daß der Achsenstab ein elastisches Organell ist, welches vom anlagernden Plasma deformiert wird und in die Normallage zurückschnellt. Kofoid und Swezy scheinen ihm aber aktive

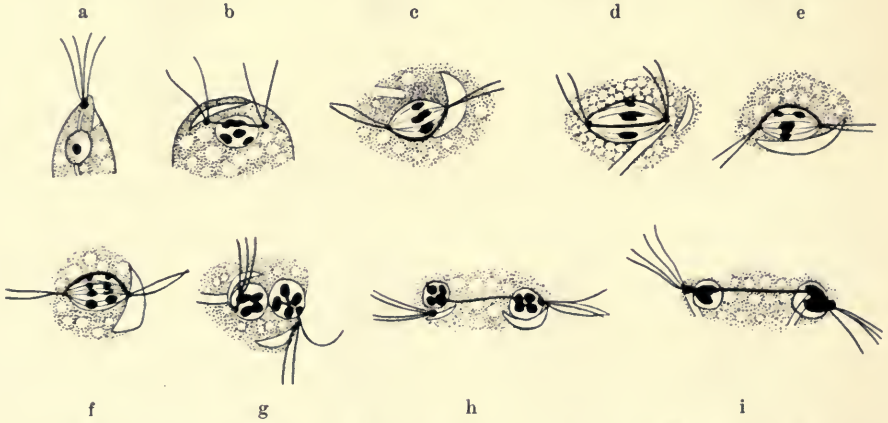



Fig. 573 a—i. Eutrichomonas serpentis (Dob.). Stadien der Kern- und Organellenteilung. a Ruhestadium. b Trennung der Geißeln, Differenzierung der Chromosomen, Bildung der Paradesmose. c und d Metaphase. e und f Anaphase. g—i Telophase, Ergänzung der Geißelzahl. Vergr. 1800. (Nach Kofoid und Swezy, etwas abgeändert.)

Beweglichkeit zuzuschreiben. Eine Analyse und Erklärung eines so eigentümlichen Vorgangs haben sie aber nicht versucht.

Im Achsenstab, vor allem in seinem oberen Ende finden sich zahlreiche stark färbbare Körner. Sie sollen sich vor der Teilung vermehren und etwa zu gleichen Hälften auf die Tochterachsenstäbe verteilt werden. Aehnliche färbbare Schollen treten auch sonst im Plasma des Tieres auf (Fig. 552, 571, 572, 575 u. a.). Vor der Kernteilung tritt starke Färbbarkeit im Innern des Kerns und dann in dem ihn umgebenden Plasma auf. Alle diese Erscheinungen werden von Kofoid und Swezy ohne kritische Untersuchung als Chromidien bezeichnet.

Seitlich am Vorderende liegt das enge spaltförmige Cytostom, welches oft halbmondförmigen Umriß zeigt, stets an der der undulierenden Membran gegenüberliegenden Seite. Es dient bei den meisten Arten der Aufnahme von geformter Nahrung, so von Kokken, Bakterien, anderen Darmbewohnern, wie Hefen, ferner Blutkörperchen und allerhand Detritus. Da bei manchen Formen die im Plasma stets reichlich vorhandenen Nahrungsvakuolen keine geformte Nahrung enthalten, so bei T. augusta und Eutrichomastix serpentis, so dürfen wir

wohl annehmen, daß sie Schleim zu sich nehmen; eventuell spielt auch bei manchen Arten saprosmische Ernährung durch gelöste organische Substanzen eine gewisse Rolle.

Der ovale Kern liegt am Vorderende neben dem stumpfen vorderen Ende des Achsenstabes. Sein feinerer Bau im ruhenden Zustand ist auch nach den neuesten Untersuchungen nicht vollkommen geklärt. Er hat eine Membran und wohl stets ein zentrales Karyosom. Zwischen beiden liegen, wahrscheinlich durch achromatische Substanz verbunden, stark färbbare Körner. Aus letzteren bilden sich wohl die von verschiedenen Autoren beschriebenen chromosomenähnlichen Körper. Kofoid und Swezy haben deren bei den meisten untersuchten Arten 5 nachgewiesen. Sie nehmen an, daß diese aus feinen Körnchen entstehen und sich vor Eintritt der Kernteilungsvorgänge spalten, um aber in der Aequatorialplatte sich wieder paarweise zu vereinigen. In der Metamorphose werden sie dann wieder quer gespalten. Sie sind untereinander ungleich, vor allem ein Chromosom ist erheblich kleiner als die anderen. Kuscynski hat wohl ähnlich zu deutende Bildungen und sogar Tetradenbildung beschrieben (vgl. S. 568, Fig. 554), doch sind die Untersuchungen Kuscynskis nicht genau und seine Bilder nicht sauber genug, um cytologische Ueberlegungen an sie anzuknüpfen.

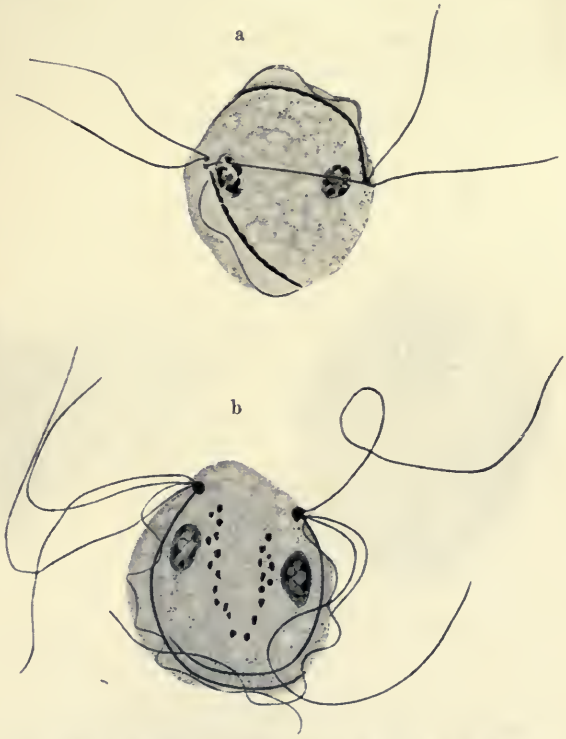



Fig. 574 a und b. Teilungsstadien von a Tetratrichomonas gallinarum, b Trichomonas Eberthi. Bildung der neuen Randfibrillen (a und b) und Achsenstäbe (a). (Nach Martin und Robertson.)

Nach Kofoid und Swezy sind die Chromosomen in der Anaphase dick und kolbig und legen sich dicht an den Blepharoplast an. Intranukleäre, zarte Spindelformen sind vorhanden. Die Membran bleibt während der ganzen Kernteilung erhalten (vgl. Fig. 573 b—h). Der Kern streckt sich und teilt sich hantelförmig, worauf Rekonstruktion der Ruhekerne erfolgt; die feineren Vorgänge hierbei sind nicht genauer untersucht.

Sehr charakteristisch für das Kernteilungsbild ist die Anlehnung

an die parallel mit der Kernspindel verlaufende Zentralspindel (Paradesmose) des Blepharoplasts, welche in gefärbten Präparaten sehr dunkel und auffällig ist (Fig. 570, 573 u. 574).

Bei der Teilung des Blepharoplasts werden die Geißeln in Gruppen von 1 und 2 oder von 2 und 2 (Fig. 574a) verteilt. Die fehlenden Geißeln für beide Tochtertiere bilden sich vom Blepharoplasten aus neu.

Wie für den Achsenstab, so liegen für die undulierende Membran einander widersprechende Angaben über den Verdoppelungsvorgang vor. Während ältere Autoren zum Teil ein Hervorwachsen des Randfadens aus dem Blepharoplasten annehmen, beschreiben Kofoid und Swezy recht überzeugend die Verdoppelung der undulierenden Membran und ihres Randfadens durch einen von vorn nach hinten fortschreitenden Spaltungsvorgang (Fig. 575).

Fig. 575 a und b. Trichomonas augusta Al. Zwei aufeinander folgende Stadien der Längsspaltung des Achsenstabs. Beide zeigen Verdoppelung der undulierenden Membran und ihrer Basalfibrille. Vergr. 2175. (Nach Kofoid und Swezy.)

Der Basalfaden der undulierenden Membran verbleibt bei der Teilung der einen undulierenden Membran, während an der Basis der anderen wohl aus dem Blepharoplasten ein neuer Basalfaden hervorwächst. Kofoid und Swezy betrachten den von Janicki beschriebenen Parabasalapparat (Fig. 552, S. 567) als junges Stadium dieser Neubildung.

Die Körperteilung findet meist im freien Zustand statt. Sie erfolgt oft geraume Zeit nach der Teilung von Kern und Organellen. Bei der Zweiteilung ist sie deutlich als Längsteilung zu erkennen. Häufig ist auch multiple Teilung, indem 4- und 8-kernige Plasmakörper mit ebenfalls vermehrten Organellen durch mehrere rasch einander folgende Teilungsvorgänge entstehen (Fig. 576). Diese multiplen Stadien sind frei beweglich mit multiplen Geißelbüscheln versehen

und zerfallen durch Plasmotomie (vgl. S. 158) allmählich in so viel Einzeltiere, als Kerne vorhanden sind.

Aus den Angaben über Ruhestadien läßt sich noch kein klares Bild gewinnen. Von manchen Autoren werden Ruhestadien mit Teilungsfähigkeit beschrieben, welche an die abgekugelten Ruhestadien der Herpetomonadinen erinnern. Vielleicht handelte es sich bei diesen Beobachtungen um Degenerationsstadien.

Solche Stadien haben vielleicht zu den Angaben über geschlechtliche Vorgänge Anlaß gegeben. Man findet sie nämlich in zwei- und mehrkernigem Zustand und in ihrem Innern läßt sich eine große Vakuole, erfüllt mit einer glykogenartigen Substanz erkennen. Das Plasma mit den Kernen legt sich als dünne Hülle um die Vakuole; außen scheidet sich eine zarte Gallerthülle ab (vgl. Fig. 581, S. 591). Schaudinn und Prowazek glaubten, daß solche Cysten aus hologamer Verschmelzung zweier freier Individuen entständen. Letzterer

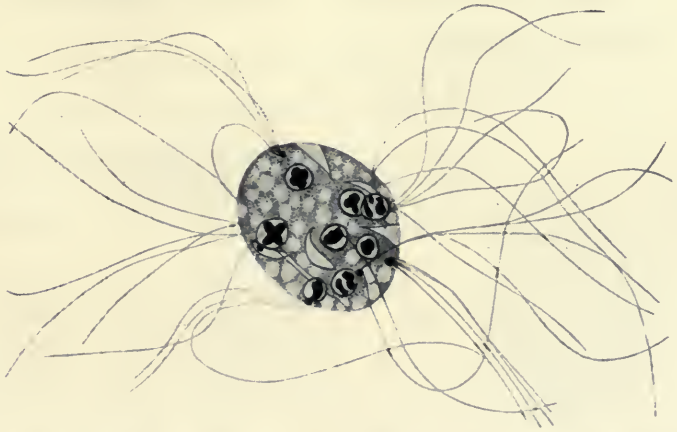


Fig. 576. Achtkerniges multiples Vermehrungsstadium von Eutrichomastix serpentis (Dob.). Vergr. 1800. (Nach Kofoid und Swezy.)

beobachtete Kernvermehrungsvorgänge, welche er für Anzeichen von Reduktion und Kopulation hielt (bei T. hominis). Bei T. lacertae nahm er Autogamie nach Encystierung eines einzelnen Tieres an. Im ersteren und teilweise im zweiten Fall sollten multiple metagame Teilungen folgen, bei T. lacertae sich jedoch in der Regel nach der Autogamie vierkernige Dauercysten bilden.

Dobell und Alexeieff sind der Ansicht, daß auch hier (vgl. S. 590) Verwechslung mit Stadien anderer und zwar pflanzlicher, pilzähnlicher Organismen stattgefunden habe. Das scheint auch mir für einen Teil der beobachteten Stadien zuzutreffen. Doch sind die Verhältnisse noch nicht vollkommen geklärt.

Jedenfalls sehen die eigentlichen Dauercysten der Trichomonaden ganz anders aus.

Dobell hat nämlich ovale, einkernige, agame Dauercysten bei T. batrachorum beschrieben. In ihnen bildet der Kern einen deutlichen Binnenkörper aus und nimmt eine eigentümliche Spindelgestalt an (Fig. 586, S. 594). Solche sind seither auch bei anderen Arten beobachtet worden.

Trichomonasarten sind in der Trichomonas- und Trichomastixform, vielfach in beiden gleichzeitig, bei einer großen Anzahl von Tieren beschrieben worden; so bei Amphibien, bei Eidechsen, Schlangen, Vögeln, Mäusen, Ratten, Meerschweinchen, Füchsen, Katzen, Hunden, Affen und Menschen, auch bei Blutegeln und Insekten sollen Arten vorkommen. Bis zu welchem Grade diese Parasiten in gesonderte Arten gespalten sind, können wir jetzt noch nicht entscheiden. Die morphologischen Verschiedenheiten sind vielfach sehr gering. Bei einander nahestehenden Wirtsarten sind die Trichomonaden einander oft sehr ähnlich, aber doch in Größe und Struktur in geringfügiger Weise, aber konstant voneinander abweichend (vgl. Fig. 572, S. 583). Ob physiologische Verschiedenheiten vorhanden sind, und wenn das der Fall ist, ob sie durch rationelle Zucht abgeändert werden können, ist noch unbekannt. Folgende Arten werden in der Literatur hauptsächlich genannt:

## A. Arten aus dem Menschen und aus Säugetieren.

### 1. Trichomonas vaginalis Donné.

1837 Donné, A., Recherches sur la nature du mucus. Paris.
1847 — Cours de Microscopie. Paris. p. 157.
1868 Scanzoni, F. W., und Kölliker, A. In: Compt. rend. Ac. Sci. Paris. Vol. 40. p. 1076.
1870 Haussmann, Die Parasiten der weiblichen Geschlechtsorgane. Berlin.
1884 Blochmann, F., Bemerkungen über einige Flagellaten. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 40. p. 42. (Daselbst auch weitere Literatur.)
1884 Künstler, J., Trichomonas vaginalis Don. In: Journ. de Micrographie. Paris. Vol. 8. p. 317.

T. vaginalis hat einen sehr metabolischen Körper mit zarter Pellicula; er ist in der Regel kurz- oder lang-spindelförmig. Das Hinterende läuft in eine scharfe Spitze aus, welche amöboid einziehbar ist, während das Vorderende mehr oder weniger gewölbt erscheint (Fig. 577). Die hintere Spitze ist etwa halb so lang wie der übrige Körper.

Fig. 577.

Fig. 578.

Fig. 577. Trichomonas vaginalis Donné. (Nach Blochmann.)
Fig. 578. Trichomonas vaginalis. (Nach Künstler, nach konserviertem Präparat abgebildet.)

Das Körperprotoplasma ist granuliert; im Entoplasma, welches vom Ektoplasma kaum abgegrenzt erscheint, finden sich auch gröbere Körnchen. Bei den meisten Exemplaren finden sich nach Blochmann zwei auffallende Längsreihen von Körnchen (Fig. 577). Ein Achsenstab ist vorhanden.

Am Vorderende des Tieres entspringen an einem Basalkorn drei Geißeln; an der gleichen Stelle wie diese hat die undulierende Membran ihren Ursprung an einem weiteren Basalkorn. Außer dem durch diese Organe vermittelten Schwimmen kommt auch eine kriechende Fortbewegung vor, welche unter lebhaften Gestaltsveränderungen vor sich geht. Nach manchen Angaben muß auch bei dieser Art eine

Trichomastixform vorkommen, da nicht selten Individuen mit 4 Geißeln beschrieben wurden; solche entstehen offenbar durch Freiwerden des Randsaumes der undulierenden Membran. — Im Innern des Zellleibs läßt sich manchmal eine längs verlaufende stäbchenartige Struktur erkennen, wohl ein Stützorgan, welches die Körperform des Tieres teilweise bedingt (vgl. Fig. 578).

Dicht hinter dem Geißelursprung liegt der bläschenförmige Kern, mit ihm durch eine Fibrille verbunden. Es scheint, daß einzelne Autoren auch einen Parabasalapparat gesehen haben, ohne ihn als solchen zu erkennen. Eine kontraktile Vakuole gibt es nicht. Die mittlere Länge des Flagellats ist 17 μ, sie schwankt zwischen 15 und 25—30 μ, die Breite zwischen 7 und 18 μ.

Ovale und rundliche Dauercysten sind von Bensen beschrieben worden, während Künstler eine Mundöffnung mit an sie anschließendem Schlund beobachtet hat.

Vermehrungsvorgänge sind unbekannt.

Fig. 579. Trichomonas vaginalis D. (Nach Bensen.)

Die Ernährung des Parasiten ist wahrscheinlich nur durch Flüssigkeiten vermittelt, denn man findet weder Detritus noch Bakterien in seinem Innern.

Tr. vaginalis ist ein Parasit des Menschen; in der Regel kommt sie nur beim weiblichen Geschlecht vor, und zwar nach Haussmann in 30—40 Proz. der untersuchten Fälle. Und zwar hat man sie bei Mädchen von 6—7 Jahren und bei Greisinnen ebensowohl, als in jedem mittleren Alter gefunden.

Sie lebt in dem Schleim der Vagina, welcher sauer reagiert; seltener ist sie in Urethra und Harnblase gefunden worden.

Aendert sich die Reaktion bei der Menstruation, oder injiziert man eine alkalische Flüssigkeit, so sterben die Flagellaten ab; ebenso wirkt eine kalte Flüssigkeit (unter + 15° C). Wenn die Parasiten durch die Urethra in die Blase vordringen, so erzeugen sie angeblich schwere Katarrhe und sind sehr schwer zu beseitigen.

Miura, Marchand und Dock fanden Trichomonas vaginalis auch im Harn bei Männern; es lag dann eine Infektion durch Frauen vor, in Fällen, wo die Urethra des Mannes schon erkrankt war.

Der Infektionsmodus ist noch unbekannt; eine Uebertragung auf Kaninchen ist Blochmann nicht gelungen; ebensowenig gelang Infektion von Meerschweinchen und Hunden.

### 2. Trichomonas hominis (Davaine).

1854 Cercomonas hominis Davaine. In: Compt. Rend. Soc. Biol. Paris.
1875 Cercomonas intestinalis Lambl. In: Rapport médical russe.
1879 Trichomonas intestinalis Leuckart. In: Parasiten des Menschen.
1882 Monocercomonas hominis Grassi. In: Atti Soc. Ital. Sci. nat. Vol. 24.
1883 Cimaenomonas hominis Grassi. Ibidem.
1895 Trichomonas hominis (Davaine) Braun. In: Die tierischen Parasiten des Menschen. 3. Aufl.

Diese Art, welche im allgemeinen der Trichomonas vaginalis sehr ähnelt, ist durch ihre geringere Größe ausgezeichnet.

Die Gestalt ist ausgesprochener birnförmig; der Körper ist ziemlich metabolisch; auch scheint er leicht zu amöboider Beweglichkeit überzugehen. Ein Achsenstab ist vorhanden und beschrieben, von den Autoren aber nie gut abgebildet worden. Am Vorderende stehen 3 Geißeln, eine vierte ist oft angegeben worden; es beruht dies wohl

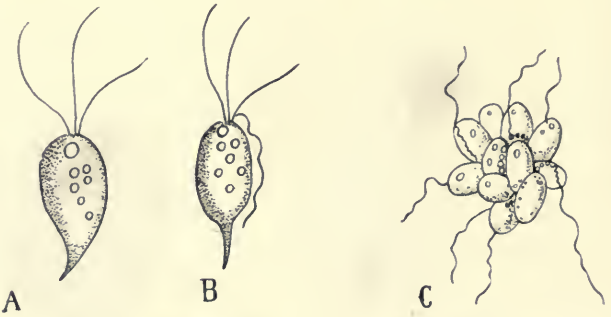



Fig. 580 A—C. Trichomonas hominis. A und B nach Grassi. C Angebliche multiple Vermehrung, wohl eher Agglutination. (Nach Kruse.)

auf dem Auftreten einer Trichomastixform, welche durch Loslösung des Randfadens der undulierenden Membran entstanden ist (Fig. 580 B). In solchen Fällen wird auch stets die undulierende Membran als schwer sichtbar bezeichnet. Sonst stimmt alles mit Trichomonas vaginalis überein. Nahrungsvakuolen, Bakterien in verschiedenen Stadien der Verdauung enthaltend, sind beobachtet worden. Besonders von der im Mund vorkommenden Form gibt Prowazek an, daß ihre Nahrung ausschließlich aus Mikrokokken besteht. Die Aufnahme geschieht durch eine muldenartige Mundstelle an dem amöboid beweglichen Vorderende.

Mir scheint es nicht ganz sicher, ob es sich in Tr. hominis wirklich um eine von Tr. vaginalis spezifisch verschiedene Art handelt.

Trichomonas hominis mißt in der Länge 4—10 (selten bis 15) μ, in der Breite 2 -5 μ. Der Schwanzanhang mißt 2—3 μ (Fig. 580).

Cystenbildung, welche schon von Schürmayer u. a. angegeben war, ist durch Schaudinn beobachtet worden. Nach ihm verliert Tr. hominis vor der Kopulation ihre Geißeln; sie wird amöboid beweglich, und je zwei Individuen encystieren sich gemeinsam, wobei sie einen großen Reservestoffballen bilden. Dann erfolgen zwei Reduktions-

teilungen der Kerne und Bildung eines Synkaryons, dasselbe teilt sich dann in der Cyste mehrmals.

Bohne und Prowazek und ebenso Bensen beschreiben solche Cysten, bei denen sie das Vorkommen einer Autogamie annehmen (vgl. Fig. 581); es ist dies wohl ebenso fraglich wie die Autogamie bei Entamoeba.

Alle Angaben über geschlechtliche Vorgänge sind unbewiesen; die abgebildeten Stadien lassen auch andere Deutungen zu. Ja es ist wohl die Zugehörigkeit der Cysten zu Trichomonas nicht mit aller Sicherheit festgestellt.

Trichomonas hominis parasitiert im Darm des Menschen, und zwar gewöhnlich im Dünndarm. Sie findet sich bisweilen selbst in der Mundhöhle und in kariösen Zähnen [1]) sowie im Oesophagus; im Magen ist sie, besonders bei Magencarcinomen, häufig gefunden worden. Man hat sie sogar als diagnostisches Hilfsmittel zur Erkennung von frühen Stadien der letzteren bezeichnet. Das ist ein fehlerhafter Schluß, da sie auch sonst vielfach sich entwickelt, wenn die saure Reaktion der umgebenden Flüssigkeit verschwindet und

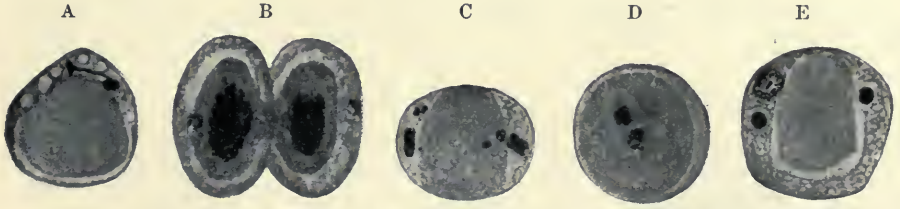



Fig. 581 A—E. Trichomonas hominis. Cysten mit Anzeichen von Autogamie aus dem Darm des Menschen. A Kernteilung. B Zwei verschmolzene Cysten. C Reduktion (?) der Gametenkerne. D und E Kopulation? (Nach Bohne und Prowazek.)

mehr oder weniger alkalische Reaktion eintritt. Ja in einzelnen Fällen wurde T. hominis sogar bei schwach saurer Reaktion im Magen gefunden.

Es scheint, daß Trichomonas hominis im Darm des Menschen als harmloser Kommensale lebt. Denn er läßt sich bei gesunden Erwachsenen nach Abführmitteln im Stuhl nachweisen. Zwar wird Trichomonas oft bei dysenterischen Darmkrankheiten in großer Menge gefunden, scheint sich also im krankhaften Darm stark zu vermehren. Eine pathogene Bedeutung scheint der Parasit nicht zu haben, wohl auch nach den meisten Autoren keine verschärfende Wirkung auf eine anderweitig erzeugte Darmkrankheit. Er findet sich nie in Geschwüren. Doch kann er sich unter Umständen bei Erkrankungen anderer Organe in diesen ausbreiten. So sind außer dem erwähnten Vorkommen in der Mundhöhle solche in Lunge und Pleurahöhle nachgewiesen.

Eine Uebertragung des Parasiten auf Tiere ist bis jetzt nicht gelungen. Doch scheint eine Ansteckung von einem Menschen auf den anderen mit demselben vorzukommen.

---

1) Wohl sicher mit T. hominis identisch sind die drei von Steinberg in der Mundhöhle des Menschen unterschiedenen Trichomonas elongata, T. caudata und T. flagellata (Kiewer Zeitschr. f. gegenwärtige Medizin, Sowremenaja Medicina 1862, No. 21—24 [russisch]).

Die Art wurde in Europa (Deutschland, Rußland, Frankreich, Italien) und Asien (Indien) gefunden. Doch wird ihre Verbreitung sicher eine viel weitere sein.

Langsame Erwärmung verträgt T. hominis nur bis zu 46° C; bei rascher Erwärmung sah Grassi einige Exemplare noch bei 54° C leben, bei 55° C waren alle tot. Abkühlung auf 8° C wird ganz gut ertragen.

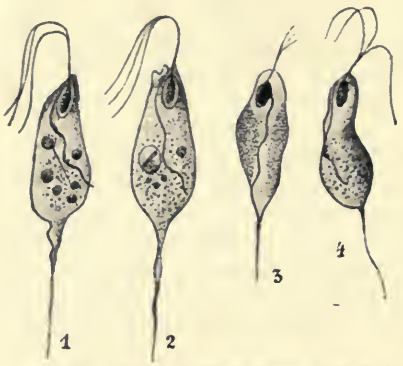



Fig. 582. Trichomonas hominis. Formen aus der Mundhöhle. (Nach Prowazek.)

Das Flagellat lebt nur im alkalischen Darminhalt; bei saurer Reaktion stirbt es sehr bald ab. Grassi konnte dagegen in sehr dünnflüssigem, alkalischem Stuhl die Tiere über 50 Tage lebend erhalten.

In den Endteilen des Darmes findet man die amöboiden Formen, von denen wohl die meisten degenerierende, im Absterben begriffene Individuen sind, welche hier in ungünstige Verhältnisse geraten sind. Hier findet man auch die Stadien der Cystenbildung.

Ob die bei anderen größeren und kleineren Säugetieren beschriebenen Formen von Trichomonas und Eutrichomastix mit T. intestinalis identisch sind, ob sie Rassen von ihr oder eigene Arten darstellen, ist trotz aller Angaben der Autoren noch nicht mit genügender Sicherheit festgestellt. Immerhin scheint das Vorkommen mehrerer Arten in Säugetieren wahrscheinlich.

Ich führe folgende Formen an:

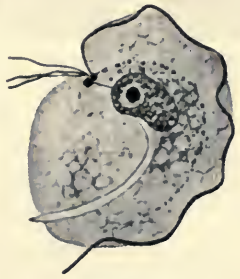


Fig. 583. Trichomonas muris Hartm. Vergr. ca. 1500. (Nach Hartmann.)

### 3. Trichomonas muris Hartmann.

1910 Hartmann, in: Praktikum der Protozoologie. 2. Aufl.
1914 Kuczynski, M., Unters. an Trichomonaden. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 33. 1914. p. 119.
1915 Kofoid and Swezy. Mitosis and multiple Fission in Trichomonad flagellates. In: Proc. Amer. Acad. Arts and Sci. Vol. 51. p. 289.

Kleine Art von 10—15 μ Länge und 7—11 μ Breite. Lebt im Dünndarm von verschiedenen Nagetieren, so von wilden und zahmen Mäusen und Ratten. Wurde in Europa und Nordamerika untersucht (Fig. 583).

### 4. Trichomonas caviae (Davaine).

1875 Monas caviae Davaine, a. a. O.
1882 Heteromita caviae Grassi, a. a. O. p. 165.
1914 Kuczynski, M., Untersuchungen an Trichomonaden. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 33. 1914. p. 119.

Diese in Fig. 572e, S. 583 abgebildete Art kommt im Darm des Meerschweinchens vor und hat mehrfach als Material für Untersuch-

ungen gedient. Sie ist 15—22 μ lang und 10—15 μ breit. Die undulierende Membran ist schmal, die freie Endgeißel kurz.

**5. Trichomonas suis** Gruby und Delafond.

Flagellat von 20 μ Länge und 10 μ Breite, aus dem Magen des Schweines; lebhaft beweglich.

Neuerdings sind aus Wiederkäuermägen Trichomonas und Trichomastix ruminantium beschrieben worden (Braune 1913).

## B. Arten aus Amphibien.

**6. Trichomonas batrachorum** Perty.

1852 T. batrachorum Perty, Zur Kenntnis kleinster Lebensformen. Bern.
1878 T. batrachorum Stein, Der Organismus der Flagellaten.
1882 Cimaenomonas batrachorum Grassi. In: Att. Soc. Ital. Sci. nat. Vol. 24.
1884 T. batrachorum Blochmann. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 40. p. 44.
1908 T. batrachorum Perty und Trichomastix batrachorum n. sp. Dobell. In: Proc. Cambridge Philos. Soc. Vol. 14. p. 428.

T. batrachorum ist von gestreckt-birnförmiger Gestalt, aber viel starrer und steifer als die vorher beschriebenen Arten. Auch ist der Körper unter normalen Verhältnissen gar nicht metabol. Trichomonas- und Trichomastixform nachgewiesen, deren Bau im allgemeinen übereinstimmt.

Der Schwanzfortsatz ist ziemlich lang ($^1/_3$ des Körpers) und sehr scharf zugespitzt. Achsenstab deutlich. Undulierende Membran resp. Schleppgeißel entspringen an der gleichen Stelle wie die 3 vorderen Geißeln, welche ungefähr die halbe Körperlänge erreichen, in einem Blepharoplasten; die Membran erstreckt sich die Kante des Körpers entlang bis etwa zur Basis des Schwanzfortsatzes; dort endigt sie mit einer kurzen freien Geißel.

Fig. 584. Fig. 585.

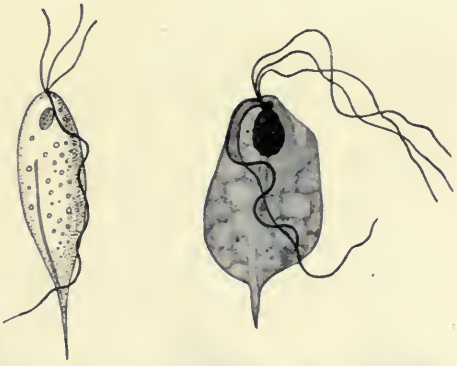


Fig. 584. Trichomonas batrachorum Perty. (Nach Blochmann.)

Fig. 585. Trichomonas batrachorum Perty. (Nach Dobell.)

Das hyaline Plasma enthält im Innern Körperchen, welche Blochmann zum Teil für aufgenommene Mikrokokken hält. Der Kern liegt dicht am Vorderende, hinter der Geißelbasis (Fig. 585); er ist oval im Umriß.

Grassi beobachtete nicht selten neben der Geißelbasis eine tiefe Einsenkung, das von Dobell bestätigte Cytostom.

Ueber die Teilung sind oben die nötigen Angaben (S. 585) gemacht. (Vgl. die Abbildungen Fig. 554 und 573 auf S. 584.) Bildung von agamen Dauercysten sowohl bei der Trichomastix- als auch der Trichomonasform beobachtet. Während der Entstehung sind beide etwas verschieden (Fig. 586 A u. B u. C), wenn sie fertig sind, aber nicht mehr zu unterscheiden (Fig. 586 D u. E). Geschlechtliche Vorgänge sind bei dieser Form nicht bekannt geworden.

Der Parasit lebt in der Kloake von Rana temporaria, R. esculenta, Bufo vulgaris und Hyla arborea (Deutschland, Italien), und im Axolotl (Amblystoma mexicanum), in welchem manchmal stark abweichende Individuen gefunden werden (Parisi).

Der Kloakeninhalt hat alkalische Reaktion; ist er flüssig und enthält reichlich organische Substanz, so sind

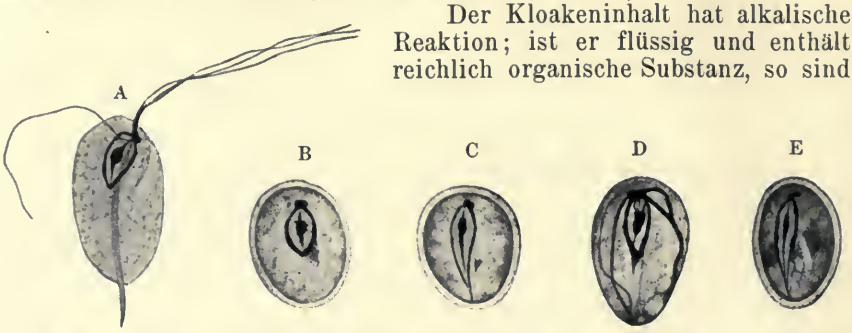



Fig. 586 A—E. Bildung agamer Dauercysten bei Trichomonas batrachorum Perty. A Tier (Trichomastixform) vor der Encystierung. B und C Encystierung der Trichomastixform. D und E Encystierung der Trichomonasform. Bemerkenswert bei C und E die Spindelform des Kerns im Ruhestadium, bei D das langsame Verschwinden der Geißeln. (Nach Dobell, unpublizierte Zeichnungen.)

die Parasiten zahlreich; ist er voll von Sandkörnern und fester, so gibt es deren nur wenige.

Die normal ausgestoßenen Faeces enthalten keine Flagellaten, auch wenn die Kloake des betreffenden Tieres von ihnen wimmelt.

Fig. 587. Fig. 588 a und b. Fig. 589.

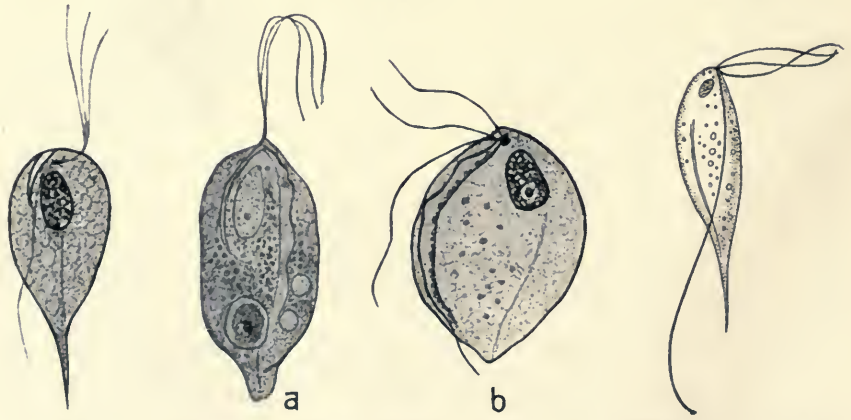



Fig. 587. Trichomastix lacertae (Bütschli). Vergr. 1000 : 1. (Nach v. Prowazek.)

Fig. 588 a und b. Trichomonas lacertae (v. Prowazek). a nach dem Leben, b nach fixiertem und gefärbtem Präparat. Vergr. 1000 : 1. (Nach v. Prowazek.)

Fig. 589. Trichomonas (Trichomastix) lacertae (Bütschli). (Nach Blochmann.)

### 7. Trichomonas augusta Alexeieff.

1915 Kofoid, Ch. A., and Swezy Olive, Mitosis and multiple Fission in Trichomonad flagellates. In: Proc. Amer. Acad. Arts and Sci. Vol. 51. p. 289.

Diese neuerdings genauer untersuchte Art variiert sehr in den Dimensionen, und zwar in der Länge zwischen 11 und 50 μ. Durch-

schnittsmaße, die am häufigsten vorkommen, sind 18—28 μ Länge und 8—15 μ Breite. Die Geißeln werden 70—150 μ lang. Birnförmiger Körper metabolisch, Bau typisch. Achsenstab färbbare Schollen enthaltend. Undulierende Membran kräftig, Achsenstab am Hinterende vorragend.

In den vorhandenen Nahrungsvakuolen fehlen geformte Bestandteile (vgl. S. 584).

Die Art hat vielfach als Grundlage für die neuesten Untersuchungen der Gattung gedient.

Sie findet sich im Darm vieler urodelen und anuren Amphibien und wurde in Europa und Nordamerika studiert.

## C. Arten aus Reptilien.

### 8. Trichomonas (Trichomastix) lacertae Bütschli.

1884 Blochmann. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 40. p. 46.
1904 Prowazek, Unters. über einige parasit. Flagellaten. In: Arb. a. d. Kais. Ges.-Amt. Vol. 21. p. 1.

Die Gestalt von T. lacertae ist langgestreckt-birnförmig; der Schwanzfortsatz ist sehr ansehnlich. Wie bei der vorhergehenden Art setzt sich derselbe in einen Rückenkiel fort (Fig. 587). Diese Strukturen sind gestützt durch den Achsenstab; an dessen Vorderende liegt der ovale Kern.

Das Protoplasma ist sehr feinwabig und enthält zahlreiche Mikrokokken. Letztere bilden die Hauptnahrung und werden durch das am Vorderende gelegene spaltförmige Cytostom aufgenommen.

Die 4 Geißeln entspringen zusammen am Vorderende; während die 3 gleich großen nach vorn gerichtet sind, ist die vierte viel größer und als Schleppgeißel nach hinten gerichtet. Die 3 vorderen entspringen von einem vor, die Schleppgeißel von einem neben dem Kern gelegenen Basalkorn.

Das Tier hat eine Länge von 15 μ; die vorderen Geißeln sind 8—10 μ, die Schleppgeißel etwa 24 μ lang. Die Fortpflanzung durch Längsteilung ist hauptsächlich von Prowazek studiert worden, welcher auch die angebliche Autogamie beschrieben hat (siehe oben S. 587). Die Cysten enthalten einen großen kugeligen oder ovalen Körper aus glykogenartiger Substanz. Von dieser Art ist auch die Trichomonasform bekannt, welche von Prowazek als besondere Art unter dem Namen Trichomonas lacertae beschrieben worden ist. Als Unterschiede werden außer der undulierenden Membran deren Stützfibrillen, die schmale sichelartige Form des Cytostoms, das Vorkommen multipler Vermehrung und die geringe Ausbildung des Achsenstabes angegeben. Die Trichomonasform ist viel seltener als die Trichomastixform.

T. lacertae kommt in der Kloake von Lacerta agilis, L. muralis, L. serpa und wahrscheinlich auch zahlreicher anderer Lacertaarten vor und ist scheinbar überall sehr häufig.

Sehr nahe steht die von Dobell beschriebene Eutrichomastix serpentis, welche 14 μ im Durchschnitt lang ist (Dobell, Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 51. 1907. p. 449, vgl. Fig. 555, S. 569).

## D. Arten aus Vögeln.

### 9. Trichomastix gallinarum Mart. u. Rob.

wird eine viergeißelige Form benannt, welche nur 5 auf 3 μ mißt und eine länglich-birnförmige Gestalt hat. Die 4 Basalkörner der Geißeln sind in einem „Blepharoplast" enthalten, der an der Spitze des deutlichen Achsenstabes liegt. Eine Reihe färbbarer Schollen zieht sich an der einen Seite des Tieres nach hinten, zwischen dem Rand des Körpers und dem ovalen, dicht strukturierten Kern. Ein Basalfaden in etwas rudimentärer Form scheint mir für meine Annahme der nahen Beziehungen zwischen Trichomonas- und Trichomastixformen zu sprechen (Fig. 590). Ein Cytostom ist nicht beschrieben. Auch bei dieser Art sind sogenannte „Ruheformen", geißellose, abgerundete Stadien beobachtet worden.

T. gallinarum findet sich mit

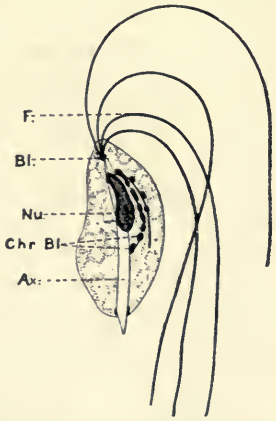



Fig. 590. Trichomastix gallinarum Mart. u. Rob. *F* Geißeln. *Bl* Blepharoplast. *Nu* Kern. *Ax* Achsenstab. *chr. Bl* färbbare Klumpen. (Nach Martin und Robertson.)

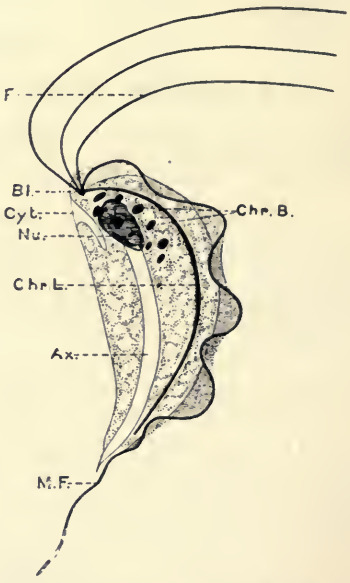



Fig. 591. Trichomonas Eberthi M. und R. *F* Geißeln. *Bl* Blepharoplast. *Cyt* Cytopharynx. *Nu* Kern. *Chr. L* Basalfibrille. *Ax* Achsenstab. *Chr. B* färbbare Klumpen. *M. F* Membrangeißel. (Nach Martin und Robertson.)

Tetratrichomonas gallinarum, Trichomonas Eberthi und anderen Parasiten im Blinddarm der Haushühner.

### 10. Trichomonas Eberthi Mart. u. Rob.

Eine schlanke, rübenförmige Art mit drei Geißeln und einer breiten, stattlichen undulierenden Membran. Hinterende lang zugespitzt, überragt von der scharfen Spitze des Achsenstabes (Fig. 591). Längs des Randfadens der undulierenden Membran ein starker Basalfaden. Um den großen, mit Brocken färbbarer Substanz erfüllten Kern liegen 2 Reihen färbbarer Schollen. Cytostom neben dem Kern. Teilung in freibeweglichem und einem Ruhezustand beobachtet (vgl. oben S. 586).

Im Blinddarm des Haushuhns.

**11. Trichomonas columbarum** (Rivolta).

Als weiterer Vogelparasit wird T. columbarum beschrieben, der im Dünndarm (wohl auch hauptsächlich im Blinddarm) der Haustauben vorkommt. Bei dieser Art, welche 6—7 μ lang und 3 μ breit wird, ist bemerkenswert, daß sie bisweilen in käsig veränderten, entzündeten Lebern der Tauben gefunden wurde. Nach den sonstigen Erfahrungen mit Trichomonaden müssen wir wohl annehmen, daß es sich um sekundäre Einwanderung handelte.

Schließlich sei noch erwähnt, daß Trichomonasarten aus einer Reihe von wirbellosen Tieren beschrieben wurden, die aber meist ganz unvollkommen bekannt sind. So führt Brumpt Trichomonaden aus Blutegeln an, Dujardin beschrieb eine T. limacis aus dem Darm von Limax agrestis; diese Form soll 15 μ lang sein.

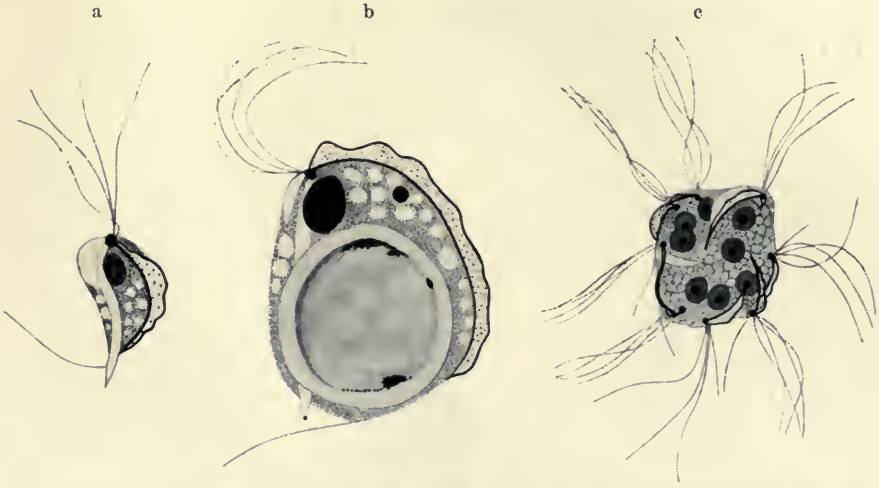



Fig. 592 a—c. Tetratrichomonas Prowazeki Al. a Normales Individuum. b Solches, das eine Cyste der Hefe Blastocystis enterocoela Al. gefressen hat, eine der angeblichen Trichomonascysten. c Multiples 8-kerniges Vermehrungsstadium. Vergr. 1500. (Nach Kofoid und Swezy.)

Von Insekten soll Blatta nach Grassi eine Form beherbergen, welche Parisi als T. orthopterorum beschrieb. Mackinnon beobachtete eine Form im Darm von Trichopterenlarven.

## Gattung: **Tetratrichomonas** Parisi.

1910 Parisi, B., Su alcuni flagellati endoparassiti. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 19. p. 232.

Parisi hat diese Gattung begründet für Trichomonas-ähnliche Formen mit 4 Geißeln und einer undulierenden Membran. Ich bin der Ansicht, daß die Gesamtzahl der Geißeln und ihrer Repräsentanten bei Flagellaten sicher ein Merkmal ist, das Gattungen unterscheidet. So betrachte ich Tetratrichomonas nicht als Subgenus von Trichomonas, wohl aber die von Mackinnon aufgestellte Tetratrichomastix als Untergattung von Tetratrichomonas. Diese parallelen Formen mit 4 Geißeln sind eine interessante Erscheinung, deren Vor-

kommen sehr geeignet ist, meine Ansichten über den Zusammenhang der Polymastiginen mit und ohne undulierende Membran zu bekräftigen.

### 1. Tetratrichomonas Prowazeki Al.

Form von 15—20 μ : 7—15 μ in Salamandra maculosa Laur., Molge cristata (Laur.), Alytes obstetricans Wagl. und Crocodilus palustris Less. in der Kloake (Fig. 592).

### 2. Tetratrichomonas (Tetratrichomastix) Parisii Mackinnon.

1913 In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 59. 1914. p. 465.

Form mit Achsenstab und 5 freien Geißeln, davon eine Schleppgeißel. Länge 8—12 μ, Breite 4—7 μ.

Im Darm der Larve von Tipula.

### 3. Tetratrichomonas gallinarum Mart. u. Rob.

1911 Martin, C. H., und Robertson, M., in: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 57. p. 53.

Ein Parasit im Blinddarm des Haushuhns; mißt 5,4—7 μ in der Länge und 5—6 μ in der Breite. Vom „Blepharoplast" entspringen 4 gleich lange Geißeln und eine undulierende Membran; parallel der letzteren verläuft ein Basalfaden. Zwischen beiden letzteren liegt eine Reihe von färbbaren Schollen (Fig. 593). Ein Achsenstab fehlt in der Regel, wurde aber doch gelegentlich beobachtet. Der Kern ist rundlich und ziemlich dicht gebaut. Ein Cytostom am Vorderende vermittelt Aufnahme geformter Nahrung. Cysten sind beobachtet.

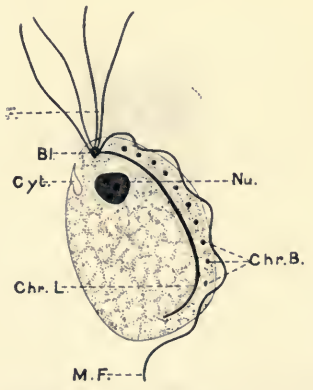



Fig. 593. Tetratrichomonas gallinarum M. u. R. *F* Geißeln. *Bl* Blepharoplast. *Cyt* Cytopharynx. *Nu* Kern. *Chr. L* Basalfibrille. *Chr. B* färbbare Schollen. *M. F* Membrangeißel. (Nach Martin und Robertson.)

Fig. 594. Hexamastix batrachorum (Alex.). Vergr. 1500. (Nach Alexeieff.)

## Gattung: **Hexamastix** Alexeieff.

1912 Alexeieff, Zool. Anz. Vol. 39. p. 674.
1911 Polymastix Alexeieff, in: Arch. Zool. expér. gén. (Sér. 5). Vol. 6. p. 495.

Körper birnförmig oder oval mit deutlichem Achsenstab, der oft über das Hinterende herausragt. Im Habitus Trichomastix-ähnlich. Am Vorderende „Blepharoplast" mit Ursprung von 6 ungleichen Geißeln, die alle nach vorn gerichtet sind. Sie sollen am Grund miteinander verklebt sein und eine von ihnen an der Basis eine einer undulierenden Membran ähnliche Bildung durch Verklebung mit der Pellicula erzeugen. Kern vorderständig. Nimmt geformte Nahrung auf.

Hexamastix batrachorum Alexeieff aus dem Darm von Triton taeniatus, in Frankreich; 8—14 μ lang, 4—8 μ breit.

## Gattung: **Devescovina** Foà.

Holzfressende Kommensalen im Darm von Termiten, welche 40 bis 46 μ in der Länge messen, von langgestreckter, hinten zugespitzter Körperform (Fig. 595). Pellicula dünn, Form hauptsächlich durch

Fig. 595.

Fig. 596.

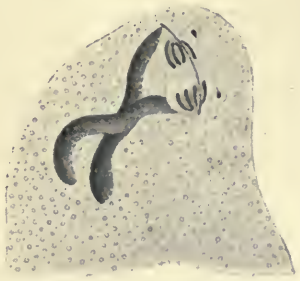


Fig. 595. Devescovina striata Foà var. hawaiensis Jan. Vorherrschende schmale Form. Vergr. 1450. (Nach Janicki.)

Fig. 596. Devescovina striata Foà var. hawaiensis Janicki. Teilung von Blepharoplast, Kern und Parabasalapparat. Extranukleäre Spindel deutlich sichtbar. Vergr. 1800. (Nach Janicki.)

Fig. 597.

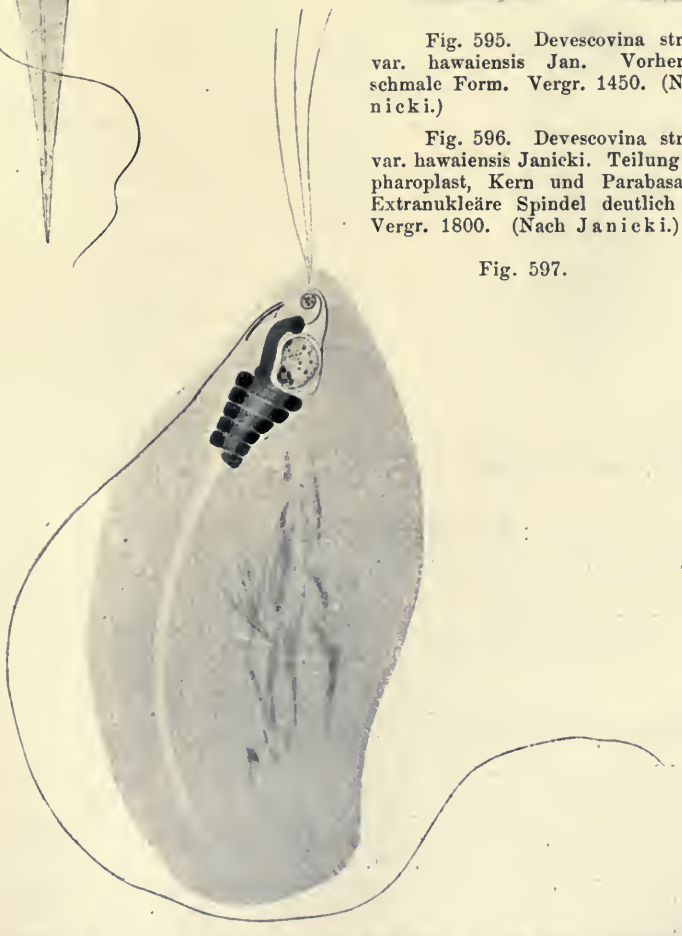


Fig. 597. Devescovina striata Foà, var. hawaiensis Janicki (die 3 vorderen Geißeln nicht in ihrer ganzen Länge dargestellt, wohl aber die Schleppgeißel). (Nach Janicki.)

Achsenstab erhalten. Am Vorderende 4 Geißeln, von denen drei nach vorn gerichtete Schwimmgeißeln sind, die vierte eine nach hinten gerichtete bandförmige Schleppgeißel ist. Letztere ist an ihrer Basis mit einem eigenartigen Körper verbunden, den Janicki für eine Geißelscheide erklärt, der wohl aber eine Verankerungsvorrichtung ist. Die Schwimmgeißeln entspringen von einem kugeligen Blepharoplasten. Letzterer ist durch Fadenbildungen mit dem Parabasalapparat verbunden, der den vordersten Teil des Achsenstabes in einer oder mehreren Spiralumgängen umfaßt. Kern vom Vorderende des Achsenstabes gestützt, von dichtem Bau. Kernteilung unter Vermittlung einer eigenartigen extranukleären Spindel (Fig. 595). D. striata Foà im Enddarm von Calotermes (Cryptotermes) Grassii Silv., Iquique (Chile); D. striata var. hawaiensis Janicki aus Calotermes castaneus Burm., Honolulu, Sandwichinseln (Fig. 595 u. 597).

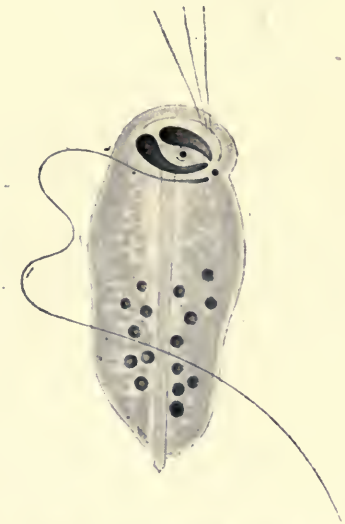


Fig. 598. Foaina gracilis Jan. Vergr. 1825. (Nach Janicki.)

Gattung: **Foaina** Janicki.

Langgestreckte oder ovale Formen mit 4 Geißeln am Vorderende: 3 Schwimmgeißeln, welche von einem seitlich asymmetrisch im Vorderende des Körpers angebrachten kugeligen Blepharoplast entspringen und einer langen Schleppgeißel mit Wurzelstütze. Ein zugespitzter Achsenstab reicht vom vorn gelegenen kugeligen, mit Karyosom versehenen Kern, zum Hinterende, wo er oft die zarte, skulpturlose Pellicula durchsetzt. Der Parabasalapparat besteht aus zwei den Kern umgreifenden Parabasalkörpern (Fig. 598).

Foaina gracilis Janicki findet sich im Enddarm von Calotermes castaneus Burm. in Honolulu, Sandwichinseln.

## 4. Familie: **Polymastigidae** Bütschli em. Doflein.

Zu dieser Familie rechne ich nur mehr die Gattung Polymastix, welche durch pelliculare Leisten eine Versteifung ihrer Oberfläche erfährt. Sie ist 4-geißelig. Kern am Vorderende mit diesem durch eine membranumhüllte Zone verbunden.

### Gattung: **Polymastix** Bütschli.

**Polymastix melolonthae** (Grassi).

1882 Trichomonas melolonthae Grassi. In: Atti Soc. ital. Sci. nat. Vol. 24. p. 172. Künstler, Compt. rend. Vol. 95. p. 347.
1884 Polymastix Bütschli. In: Bronn, Klass. u. Ordn. 67. Protozoa. p. 843.
1911 Hamburger, C., Ueber einige parasitäre Flagellaten. In: Vhdl. Nat. Med. Ver. Heidelberg. Vol. 11. p. 211.
1913 Mackinnon, D., Studies on parasitic protozoa. I. The Flagellate Polymastix. In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 59 (N. S.). 1914. p. 297.

Polymastix ist ein Darmparasit verschiedener Insektenlarven, die im Boden leben. Der Körperumriß ist birn- oder spindelförmig; das

Vorderende ist abgerundet, das Hinterende zugespitzt, oft auch in 2 oder 3 zugespitzte Lappen auslaufend. Das Tier ist nicht metabolisch, da die Pellicula durch eigenartige, der Längsachse etwa parallel liegende Leisten versteift ist. Sie sind kürzer als die Körperlänge und liegen nicht immer ganz regelmäßig (vgl. Fig. 599 u. 600).

Die Maße des Körpers sind 7—15 μ:4—6,5 μ.

Die Mundöffnung liegt zwischen den beiden Basalkörnern am Vorderende; von jenen entspringen je zwei Geißeln. Alle 4 Geißeln sind gleich lang und viel länger als der Körper. Hinter den Basalkörnern liegt der birn- oder kugelförmige Kern, durch eine eigenartige, membranumhüllte Zone mit den Basalkörnern verbunden. In dieser Zone liegen stark färbbare Körner. Der Kern enthält ein Karyosom. Von ihm aus reicht ein Achsenstab, der einen rudimentären Eindruck macht, nicht bis ans Hinterende. Polymastix frißt Bakterien, die sich in den Nahrungsvakuolen nachweisen lassen.

Fig. 599.

Fig. 600.

Fig. 599. Polymastix melolonthae (?) aus Tipula sp. (Nach Mackinnon.)
Fig. 600. Polymastix melolonthae (Grassi). Vergr. 800. (Nach Cl. Hamburger.)

Die Teilung des Tieres ist im Endresultat eine Längsteilung, wenn auch eine Querteilung des Kerns vorangeht.

Obwohl die Form in ganz verschiedenen Insektenlarven gefunden worden ist, scheint es sich nur um eine Art zu handeln. Wirte: Larve von Melolontha, Cetonia, Oryctis und Tipula.

### 5. Familie: **Calonymphidae** Grassi.

Diese Familie umfaßt Polymastiginen mit vielen Kernen, Blepharoplasten, Achsenfäden, Parabasalapparaten; aus jedem der Blepharoplasten entspringen etwa 4 Geißeln. Unter ihnen ist eine größer und stärker als die anderen 3, so daß jede der Gruppen an die Organellen einer Trichomastix erinnert. Man könnte daher von der Bil-

dung kolonialer Individuen von Tetramitiden sprechen. Der Körper ist zu einer eigenartigen individuellen Einheit zusammengefaßt durch die regelmäßige äußere Form, die Anordnung der Geißeln, die geregelte Bewegung. Die Gesamtheit der Achsenfäden all der Organellengruppen, welche als Karyomastigonten bezeichnet werden, tritt zentral zu einem Bündel zusammen, welches die axiale Stütze

Fig. 601. Calonympha Grassii A. Foà. Totalansicht. Vergr. 1800. (Nach Janicki.)

des Gesamtkörpers bildet und vor allem die vordere, die übrigen Organellen enthaltende Körperpartie stützt (Fig. 601).

Ganz mit Recht haben infolge dieser eigentümlichen Organisation Grassi und Janicki die Calonymphiden als Familie den Polymastiginen eingereiht und nicht den Hypermastiginen angeschlossen, wozu ihr äußeres Aussehen und ihr Vorkommen verführen könnte.

Teilung des ganzen Tieres ist beobachtet worden, ebenso wie Kernteilungen und sonstige Teilungsvorgänge zur Vermehrung der Organellengruppen im Körper eines Tieres (Fig. 602). Andeutungen eines

etwaigen Zerfalls des vielkernigen Körpers in einkernige Schwärmer sind nicht beobachtet worden.

Die Calonymphiden sind Termitenparasiten und ernähren sich von dem Holz im Darm der Termiten, welches an beliebigen Stellen des hinteren Körperteils aufgenommen wird.

Dauercysten sind nicht beobachtet worden, ebenso wenig irgend welche Anzeichen von geschlechtlichen Vorgängen.

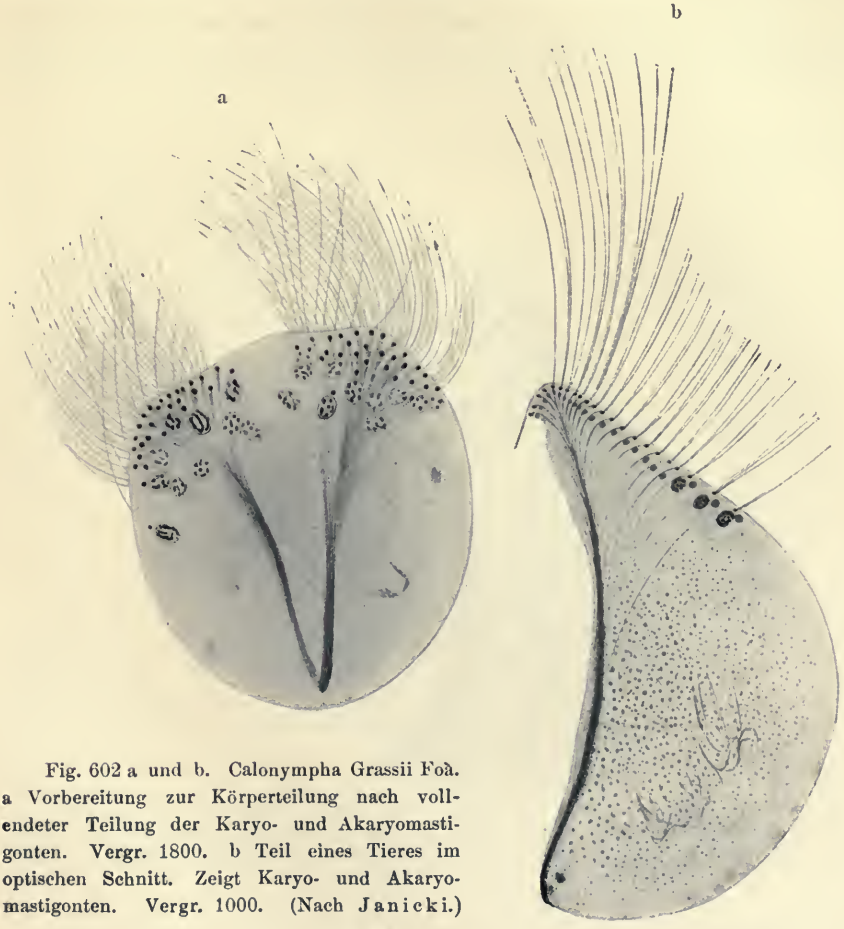



Fig. 602 a und b. Calonympha Grassii Foà. a Vorbereitung zur Körperteilung nach vollendeter Teilung der Karyo- und Akaryomastigonten. Vergr. 1800. b Teil eines Tieres im optischen Schnitt. Zeigt Karyo- und Akaryomastigonten. Vergr. 1000. (Nach Janicki.)

## Gattung: **Calonympha** Foà em. Janicki.

1905 Foà, Due nuovi flagellati parassiti. In: Rend. D. R. Accad. dei Lincei. Cl. d. Sc. fis. mat. e nat. Vol. XIV.

1915 Janicki, Untersuchungen an parasitären Flagellaten. II. Teil. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 112. p. 573.

Große Flagellaten, welche eine Länge von 69—90 μ erreichen können. Die vordere Partie des Körpers ist dicht mit körperlangen Geißeln bedeckt. Mehrere bis viele (50) Kerne befinden sich in mehr oder weniger ausgesprochen kranzartiger Anordnung unterhalb des Scheitels. Jedem Kern entspricht ein Blepharoplast mit je 4 Geißeln,

ein Achsenfaden und ein Parabasalapparat. Von den Geißeln sind drei fadenförmig und gleich groß, die vierte etwas länger und bandförmig. Eine solche Gruppe von Organellen wird als Karyomastigont bezeichnet. Am Scheitel des Tieres ist eine große Anzahl entsprechender Organellengruppen angebracht, doch fehlt ihnen jeweils der Kern (Akaryomastigonten). Sämtliche Achsenfäden des Tieres treten zu einem zentralen Achsenfadenbündel zusammen (Fig. 601).

Die Kerne sind von kelchartigen Membranen umgeben; die Blepharoplaste mit und ohne Kerne sind gleichartig. Es gibt mehr

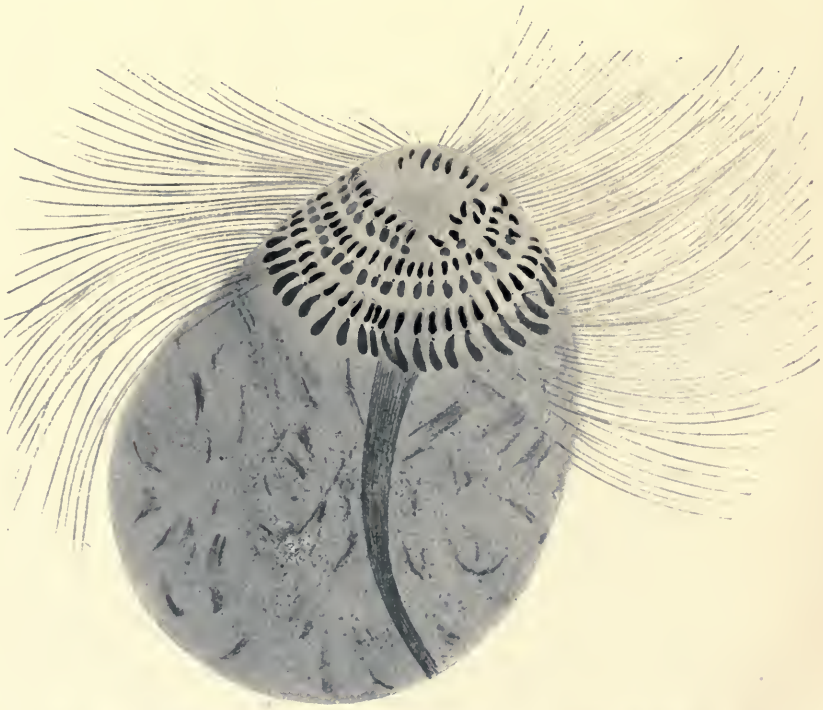


Fig. 603. Stephanonympha Silvestrii Janicki mit den Kränzen von Kernen, Blepharoplasten und Basalapparaten und dem zentralen Achsenstrang. (Nach Janicki.)

Akaryomastigonten als Kerne. Zu jedem Blepharoplast gehört ein beutelförmiger Parabasalapparat.

Die Teilung wird durch gleichzeitige Teilung aller Karyo- und Akaryomastigonten eingeleitet; alle Phasen der Kernteilung verlaufen in allen Kernen gleichzeitig; das gleiche gilt für die Akaryomastigonten. Die Kernteilung verläuft nach dem Grassischen Typus. Janicki nimmt an, daß alle Achsenfäden des Achsenstabes aus den extranukleären Zentralspindeln entstehen, welche sich enorm in die Länge strecken. Simultane Kernteilungen finden sowohl zur Vermehrung der Kerne eines Tieres als zur Zweiteilung statt, welche durch Zerschnürung des Plasmas zu Ende geführt wird.

Calonympha nährt sich von Holzstücken, die am Hinterende aufgenommen werden.

C. Grassii A. Foà im Enddarm von Calotermes (Cryptotermes) Grassii Sil., Chile (Fig. 601 u. 602).

### Gattung: **Stephanonympha** Janicki.

1915 Janicki, Unters. an parasitischen Flagellaten. II. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 112. p. 573.

Große Flagellaten, deren ovaler, hinten verdickter Körper am Scheitel von körperlangen Geißeln dicht bedeckt ist. Körper metabolisch, besonders am Vorderende. Größte (typische) Formen bis 69 μ lang. Pellicula skulpturiert, mit feinen Körperchen bedeckt (Fig. 603).

Die Kerne sind in Spiralen, annähernd konzentrischen Kreisen, oder ziemlich regellos angeordnet; ihre Zahl beträgt etwa 100. Sie sind langgestreckt, spindelförmig. Jedem Kern entspricht ein blattförmiger Parabasalapparat. Zwischen beiden liegt je ein Blepharoplast mit einer Gruppe von 4 Geißeln. Von jedem Blepharoplasten zieht im Bogen medianwärts je ein Achsenfaden; deren Gesamtheit bildet in der Längsachse des Tieres ein stattliches Achsenfadenbündel. Die Kerne treten auch hier simultan in Teilung und zerstreuen sich dabei im Plasma an dessen Oberfläche. Kernteilung nach Grassischem Typus.

Fig. 604.

Fig. 605.

Fig. 604. Dinenympha gracilis Leidy. (Nach Grassi.)

Fig. 605. Dinenympha gracilis Leidy. Abbildung nach gefärbtem Präparat. (Nach Comes.)

Stephanonympha Silvestrii Janicki findet sich im Enddarm von Calotermes castaneus Burm. in Honolulu, Sandwichinseln. Frißt Holzstücke. Tritt in zwei Formen auf, von denen die größere 136 μ lang wird, unregelmäßig angeordnete Karyomastigonten und ein Karyosom im Kern aufweist, während die kleinere der Gattungsbeschreibung entspricht. Das Verhältnis der beiden Formen zueinander ist noch nicht aufgeklärt.

## 6. Familie: **Dinenymphidae** Grassi.

Die Familie besteht aus Formen, deren 4 Geißeln alle rückwärts gerichtet, mit der Pellicula verschmolzen, undulierende Membranen bilden. Im Innern des Körpers findet sich ein „kontraktiles" Achsenband. Diesem parallel beginnen die undulierenden Membranen am Vorderende, um sich dann in Spiralen um den Körper zu legen. Kern kugelig, am Vorderende. Darmparasiten von Termiten.

### Gattung: **Dinenympha** Leidy.

#### **Dinenympha gracilis** Leidy.

1911 Comes, S., Riproduzione e morfologia di Dinenympha gracilis Leidy flagellato ospite dell'intestino dei Termitidi. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 28. p. 273.

Im Hinterdarm von Termes lucifugus in Unteritalien und anderen Gegenden findet sich dies eigenartige Flagellat, welches außer den undulierenden Membranen auch freie Geißeln zu besitzen scheint (Fig. 604 u. 605). Der am Vorderende liegende kugelige Kern ist von einem eigenartigen Gebilde (Parabasalapparat?) umgeben. de Zulueta hat neuerdings (1915) nachgewiesen, daß sich der Kern mitotisch nach Art desjenigen von Trichomonas teilt, und daß an die Centriole der Spindel je die Hälfte der undulierenden Membranen sich anschließen.

Comes glaubte bei dieser Form den unvermeidlichen Zeugungskreis mit Männchen, Weibchen, Befruchtung und verschiedenen Vermehrungsmethoden feststellen zu können. Es ist wohl kaum zu bezweifeln, daß willkürliche Kombinationen verschiedener Gebilde, wohl auch solcher, die gar nichts mit Flagellaten zu tun haben, ihn zur Aufstellung seiner Behauptungen verführt haben. Wir wissen demnach heute über Bau und Entwicklung von Dinenympha noch sehr wenig.

Offenbar nahe verwandt ist die

### Gattung: **Pyrsonympha** Leidy.

1897 Pyrsonympha vertens Porter. In: Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Cambridge Mass. Vol. 31. p. 47.

Es ist sogar sehr wahrscheinlich, daß die Gattung identisch mit Dinenympha ist. Auch hier sind undulierende Membranen vorhanden, welche in Spiralen um den Körper verlaufen. Außerdem beim erwachsenen Tier einzelne zerstreute Geißeln, während das junge Tier dicht begeißelt sein soll. Holzaufnahme am Hinterende. Kern rundlich, am Vorderende. Achsenstab vorhanden.

P. vertens sitzt mit einem eigenartigen, bis 75 μ langen Fortsatz in der Darmwand des Wirtes fest. Letzterer ist Termes flavipes. Nordamerika.

Wie alle Vertreter der Familie ungenügend bekannt und im feineren Bau und den Fortpflanzungserscheinungen noch unerforscht.

## III. Ordnung:

## **Hypermastigina** Grassi.

Diese Ordnung umfaßt die kompliziertest gebauten tierischen Flagellaten. Sie besteht ausschließlich aus Parasiten, welche die Därme von Insekten bewohnen.

Im allgemeinen besitzen sie einen ovalen oder spindelförmigen Körper, bei einer Größe, welche von 20—30 μ und 160—200 μ zu fast 1 mm bei den verschiedenen Arten und Zuständen wechselt. Meist entspringt vom vorderen Ende ein dichtes Büschel von langen, schlaff beweglichen Geißeln, zu denen weitere Büschel an anderen Stellen des Körpers kommen können. Sie würden in ihrer Begeißelung und in ihrem inneren Bau eine ganz isolierte Stellung einnehmen, wenn nicht einzelne der Polymastiginen einen Uebergang zu ihnen bildeten.

Ihre Geißeln besitzen Basalkörner und stehen meist mit Parabasalapparaten in Beziehung. Letztere haben vielfach einen sehr komplizierten Bau. „Blepharoplaste“ sind beschrieben, welche durch Fibrillen mit dem Parabasalapparat zusammenhängen. Auch bei diesen Formen werden die Parabasalapparate durch Teilung vermehrt.

Der Parabasalapparat wurde bei einigen Formen von Grassi als Collare bezeichnet. Gerade bei den Hypermastiginen deutet Janicki, welcher mit Grassi und Foà am meisten zur Kenntnis dieser eigenartigen Tiere beigetragen hat, den Parabasalapparat als einen Reservestoffvorat, der die zur Geißeltätigkeit nötige Energie liefern soll.

Meist stehen die Parabasalapparate auch mit den Achsenstäben und entsprechenden Bildungen in engster Beziehung. Streifig gebaute

Fig. 606 a—d. Vier Stadien der Kernteilung bei Trichonympha agilis. (Grassischer Typus der Kernteilung.) Extranukleäre Spindel in allen Figuren deutlich. (Nach Grassi.)

Achsenstäbe oder Bündel von feinen Achsenfibrillen sind im Körper der Hypermastiginen das wichtige formgebende Element. Die Pellicula der Tiere pflegt sehr zart zu sein. Für die meisten Gattungen ist das Auftreten von stäbchenförmigen Bildungen in der Pellicula charakteristisch, welche in Größe und Anordnung sehr verschieden sein können.

Bei den Hypermastiginen sind verschiedenartige Vermehrungsvorgänge beobachtet worden. Längsteilung im freien Zustand ist bekannt und z. B. bei Joenia durch Grassi und Foà genauer

studiert worden. Dabei werden der Kern durch mitotische Teilung, der Blepharoplast und der Parabasalapparat geteilt, der letztere eventuell auch bei dem einen Tochtertier neugebildet; auch der Achsenstrang wird bei der Teilung neugebildet, indem er sich aus Centrodesmosen rekonstruiert (?). Es ist auch multiple Teilung beschrieben worden. Zweiteilung und multiple Vermehrung kommen bei Lophomonas auch im encystierten Zustand vor. Die Vermehrungsvorgänge sind sehr kompliziert und noch nicht vollständig erforscht.

Auch bei den Hypermastiginen ist die Struktur des ruhenden Kerns noch nicht genügend geklärt. Die Kerne sind oval oder kugelig, im Innern von stark färbbaren Gebilden erfüllt, bald mit, bald ohne Karyosom. Die Teilung erfolgt auch hier nach dem Grassischen Typus (Fig. 606), also bei erhaltener Kernmembran, ohne intranukleären Teilungsapparat, in Anlehnung an eine extranukleäre Zentralspindel, aus der auch hier die Achsenstäbe der Tochtertiere sich bilden, während diejenigen der Muttertiere resorbiert werden.

Angaben über geschlechtliche Vorgänge liegen für Hypermastiginen, wie für die übrigen Gruppen der Mastigophoren vor, sind aber ebenso unbewiesen wie dort. Hartmann glaubte in einer brasilianischen Termite die üblichen männlichen, weiblichen und jugendlichen Formen einer Art gefunden zu haben. Vereinzelte, schlecht konservierte Stadien glaubte er als Schwärmer- und Gametenbildung deuten zu dürfen. Nach Grassi, der bei seinen jahrelangen Studien nie Andeutungen von geschlechtlichen Vorgängen antraf, hat Hartmann verschiedene Arten, ja Angehörige verschiedener Gattungen von Polymastiginen zu seinem Entwicklungskreis irrtümlicherweise kombiniert. Auch sind die Abbildungen seiner Arbeit nicht sehr geeignet, um seine Anschauungen über das Vorkommen und die Auflösung polyenergider Kerne (vgl. S. 263) zu stützen. Grassi hat bei den Formen in europäischen Termiten Parasiten der Kerne und des Protoplasmas beobachtet; solche könnten leicht Täuschungen über Aufbau und Zerfall der Kerne verursachen. Grassi hat nur gewöhnliche Zweiteilung und bei einer Form Auflösung vielkernig gewordener Individuen in einkernige Schwärmer beobachtet, welch letztere sich durch Wachstum in jene wieder umwandeln.

Dauercystenbildung ist bei Lophomonaden, aber nicht bei Termitenparasiten beobachtet worden, deren spezielle Biologie vielleicht eine solche unnötig macht. Grassi ist nämlich der Meinung, daß die Termiten sich mit den Parasiten beim Fressen des feuchten Kotes, der bei der Ernährung der Tiere eine große Rolle spielt, direkt infizieren. Analogien dazu gibt es ja unter den Polymastiginen.

Die hierhergehörigen Formen ernähren sich von organischem, geformtem Material, welches sie im Darm ihrer Wirte vorfinden, die Termitenparasiten von Holzstückchen etc. Eine Mundöffnung ist nicht vorhanden, die Nahrung wird bei vielen Arten an beliebigen Stellen des Körpers, meist an der Seite oder hinten aufgenommen; bei keiner Form ist eine Beziehung der oft komplizierten Apparate des Vorderendes zur Nahrungsaufnahme konstatiert worden. Direkt beobachtet wurde die Nahrungsaufnahme am Hinterende in keinem Fall. Aber es ist meist die einzige geißelfreie Region, und Grassi hat gesehen, daß oft zwei und mehr Tiere, manchmal von mehreren

Arten, an einem Stück Holz gemeinsam verdauen, das ins Plasma ihrer Hinterenden hineinragt. Kontraktile Vakuolen fehlen.

Sämtliche gut beschriebenen Formen stammen aus dem Enddarm von Orthopteren (Blattiden und Termitiden). Doch hat in neuerer Zeit Künstler einen verwandten Organismus im Enddarm von Limulus gefunden; möglicherweise sind sie bei Arthropoden noch weit verbreitet. Es ist zu erwarten, daß die zahlreichen Termitenarten der Tropen noch viele Formen enthalten; bisher sind meist solche aus Termiten der gemäßigten Regionen beschrieben worden (Italien, Nordamerika, Argentinien, Australien). Doch mehren sich neuerdings die Angaben über Trichonymphiden aus Chile, Brasilien, den Sandwichinseln, Ceylon etc.

Soweit bisher zu übersehen ist, lassen sich die Hypermastiginen von Polymastiginen ableiten. Sie zeigen größeren Körperumfang und komplizierteren Bau neben einer sehr großen Geißelzahl, welche manche Beobachter verführten, sie mit den Ciliophoren in nähere Beziehungen zu bringen. Ja, andere wollten für sie eine ganz neue Gruppe der Protozoen begründen, so Hartmann, der aber von seinen Annahmen zurückgekommen ist, nachdem Grassi und seine Mitarbeiter in überzeugender Weise den Zusammenhang mit Polymastiginen nachgewiesen hatten.

Nach dem System von Janicki teile ich die Hypermastigina in folgende 4 Familien ein, welche fortschreitend eine stärkere Geißelbedeckung aufweisen:

1. Familie Lophomonadidae Grassi,
2. „ Joeniidae Grassi,
3. „ Trichonymphidae Janicki,
4. „ Holomastigotidae Janicki.

### 1. Familie: **Lophomonadidae** Grassi.

Janicki faßt nach dem Vorbild von Grassi in dieser Familie Formen zusammen, welche außer den allgemeinen Merkmalen der Hypermastiginen durch mehr oder weniger zahlreiche Geißeln ausgezeichnet sind, deren Ursprungsstellen am Vorderende der Tiere einen (gelegentlich unterbrochenen) Kreis bilden. Bei allen bisher bekannten Formen kommt ein Achsenstab vor.

### Gattung: **Eulophomonas** Grassi.

Geißelzahl variiert von 5—15 und mehr; nach Grassi stellt die Gattung ein Verbindungsglied zwischen den Tetramitidae und den Hypermastiginen dar. Die Geißeln sitzen in einem Büschel am Vorderende. Ein Achsenstab ist vorhanden.

#### **Eulophomonas calotermitis** Grassi.

1911 Grassi, in: Rend. R. Accad. dei Lincei Roma. Cl. di Scienze fis., mat. e nat. Vol. 20. p. 725.

Die Art lebt in Calotermes flavicollis in Italien.

## Gattung: **Lophomonas** Stein.

### **Lophomonas blattarum** Stein.

1860 Stein. In: Sitzungsber. K. böhm. Gesellsch. d. Wiss. zu Prag. p. 44.
1878 Bütschli, O., Beiträge zur Kenntnis etc. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 30. p. 259.
1908 Janicki, C., Contribuzione alla conosc. etc. In: Rendic. Accad. Lincei. Vol. 17. Ser. 5 2° sem. p. 141.
1910 — Untersuchungen an parasitischen Flagellaten. I. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 95. p. 243.

Das Tier ist farblos, schwach metabolisch und von Gestalt kugelig bis beutelförmig, mit breit abgerundetem Hinterende. Mit dem Hinterende kann das Tier sich anheften und es dann zu einem langen Faden

Fig. 608.

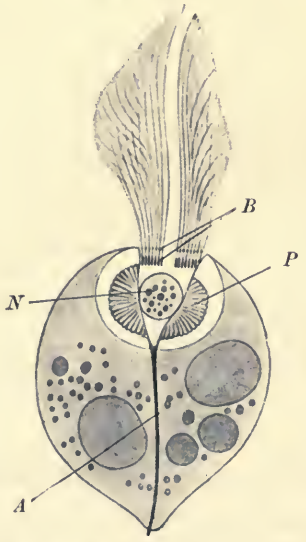



Fig. 607.

Fig. 609.

Fig. 607. Lophomonas blattarum St. Individuum mit Kernbasalapparat. Vergr. 1600. (Nach Janicki.)

Fig. 608. Lophomonas blattarum St. *N* Kern, *B* Basalkörner der Cilien, *A* Achsenstab, *P* sog. Parabasalapparat. (Nach Janicki.)

Fig. 609. Lophomonas blattarum Stein. (Nach Bütschli.)

ausziehen (Fig. 613 a). Beim Durchkriechen von Detritus kann es infolge seiner dünnen, elastischen Pellicula bedeutenden Formänderungen unterliegen. Am verschmälerten Vorderende entspringt aus einer etwas vertieften Fläche ein Busch von Geißeln, welche in der Mitte etwa so lang sind wie der Körper, nach außen hin kleiner werden (Fig. 608).

Hinter diesen liegt der rundliche, bläschenförmige Kern, umhüllt von einem Mantel dichteren Plasmas (Fig. 607). Eine kontraktile Vakuole fehlt. — Die Größe des Tieres kann 30 μ betragen.

Durch die Mitte des Körpers erstreckt sich ein Achsenstab (Fig. 607 und 608), der aus Längsfibrillen zusammengesetzt zu sein scheint. Er erweitert sich am Vorderende zu einem Kelch, während das spitze Hinterende oft aus dem Körper hervorschaut und, wie es scheint,

ähnlich wie bei Trichomonas gelegentlich zur Anheftung dient. In dem Kelch liegt der kugelförmige Kern. Am oberen Rande des Kelches verläuft eine Doppelreihe von Basalkörnern, aus denen der nicht ganz zu einem Kreis geschlossene Kranz der Geißeln entspringt. Es sind ungefähr 50 Geißeln; die längsten von ihnen stehen an der Lücke des Basalkörnerkranzes.

Von außen ist der Kelch von einer eigenartigen Bildung umschlossen; es ist dies eine stark färbbare, krausenähnliche Hülle, dem Collare Grassis entsprechend zusammengesetzt aus feinen konvergierenden Stäbchen. Bei einzelnen Exemplaren läßt sich ein spiralförmig den oberen Teil des Achsenstabes umfassender wurstförmiger Parabasalapparat nachweisen.

Das Plasma ist nur im hinteren Teil des Tieres sehr granuliert und mit zahlreichen Nahrungskörpern aus dem Darminhalt des Wirtes erfüllt: Stärkekörnern, Bakterien, Hefesporen usw. Eine Mundöffnung ist allerdings nicht nachgewiesen; nach Janicki findet Nah-

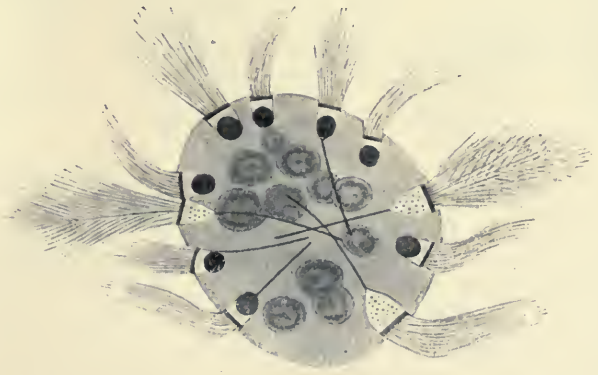


Fig. 610. Multiples Teilungsstadium von Lophomonas blattarum Stein mit 8 Kernen und zugehörigen Apparaten. Vergr. etwa 600. (Nach Janicki.)

rungsaufnahme an der ganzen Körperoberfläche mit Ausnahme des Vorderendes statt; vor allem an den Seitenflanken.

Sehr eigenartige Fortpflanzungsvorgänge sind beschrieben worden, Zweiteilung sowie multiple Teilungen in freiem Zustand. Dazu achtkernige Dauercysten.

Die Vorgänge der Kernteilung sind besonders bemerkenswert. Neben dem Kern tritt eine stabförmige Spindel mit je einem länglichen Centriol an jedem Pol auf (Fig. 611 a). Diese Spindel wurde stets nur außerhalb des Kerns beobachtet; für ihren Ursprung aus dem Kern gibt es keine Anhaltspunkte. Der Kern wandert sodann durch eine Spalte der Wand aus dem Kelch heraus und bewegt sich an der Körperoberfläche entlang zum Hinterende. Während dort die Kernspindel sich senkrecht auf der Richtung des alten Achsenstabes teilt, treten im Innern des Kerns chromosomenähnliche Bildungen auf; es sind wahrscheinlich 8 Doppelchromosomen (Fig. 611 b u. c). Die Membran des Kerns bleibt während der ganzen Teilungsvorgänge erhalten. Während die Zentralspindel sich immer mehr stabförmig in die Länge streckt, treten in der Nachbarschaft der Centriolen als plattenähnliche Bildungen die Anlagen der Basalkörper und auswärts von diesen die

beiden Tochterwimperschöpfe auf (Fig. 611 c u. d). Die Tochterkerne werden in neu entstehende Kelche eingeschlossen, die Zentralspindel biegt sich um, teilt sich und aus ihren Hälften entstehen die beiden Achsenstäbe der Tochtertiere. Kelch, Achsenstab und anschließende Bildungen des alten Tieres gehen zugrunde (Fig. 611). Im Anschluß an diese Vorgänge teilt sich in der Regel wohl der Plasmaleib, während gar nicht selten auch weitere Kernteilungsvorgänge der Plasmateilung vorausgehen können. Es entstehen dann Bildungen mit vielen (4, 8) Kernen, Geißelschöpfen und den zugehörigen Apparaten (Fig. 610). In diesen

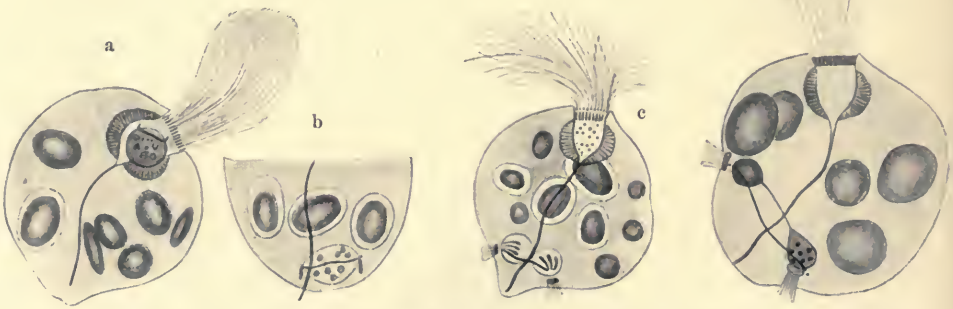



Fig. 611 a—d. Lophomonas blattarum Stein. Teilungserscheinungen. a Austritt des Kerns aus dem Kelch, Bildung der extranukleären Spindel. b Einstellung des Kerns quer zur Längsachse des Tieres an dessen Hinterende; Centriolen und Anlagen der Basalkörperchen erkennbar (an den Polen der Zentralspindel). c Kernteilungsspindel, Auftreten der beiden Töchtergeißelschöpfe. d Endstadium der Kernteilung; Zentralspindel lang ausgezogen, liefert die neuen Achsenfäden. Vergr. 2000. (Nach Janicki aus Lang.)

Fällen ging die Teilung der ursprünglichen zwei Tochterkerne ganz simultan vor sich, bei 5- und 6-kernigen Stadien sind wohl unregelmäßige Teilungsfolgen anzunehmen.

Diese multiplen Vermehrungsstadien sind den bei anderen Parasiten und bei kultivierten Protozoen beobachteten Formen (Trypanosoma, Herpetomonas, Trichomonas usw.) zu vergleichen und wohl auf eine Störung des parallelen Teilungsvorganges bei Kern und Protoplasma infolge der übermäßigen Ernährungsmöglichkeit zurückzuführen.

Fig. 612. Lophomonas blattarum Stein. Teilungsstadium. Vergr. 1600. (Nach Janicki.)

Bei der Cystenbildung erfolgt zunächst Ausstoßung aller Nahrungskörper, Abrundung und Auflösung von Achsenstab, Geißelschopf und dessen Basalapparat und der Umhüllung des Kerns (Fig. 613 u. 614). Dann bildet sich eine streifig skulptierte Cystenhülle. Im Innern tritt eine stabförmige Zentralspindel neben dem Kern auf, der sich dann schließlich in 8 Tochterkerne teilt. Die so

entstandenen Cysten, die also gleichzeitig Vermehrungs- und Dauercysten sind, gehen mit den Faeces ab und halten lange Austrocknung aus. Ihre Weiterentwicklung und das etwaige Vorkommen geschlechtlicher Vorgänge ist unbekannt.

Die Art findet sich im Enddarm von Periplaneta orientalis, vielleicht auch von Gryllotalpa, ziemlich selten, aber dann in großer Individuenzahl. Europa.

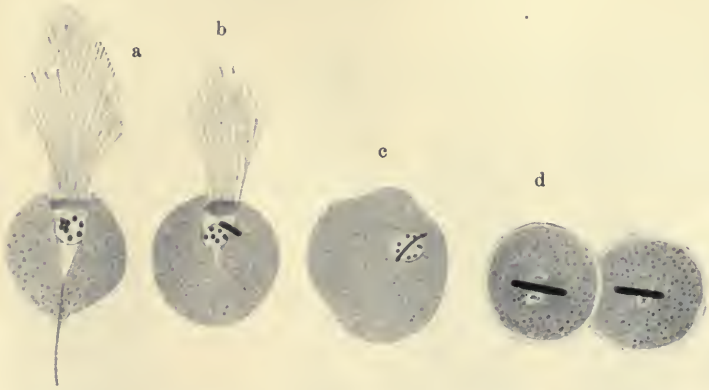



Fig. 613 a—d. Encystierung von Lophomonas blattarum St. a—c Abkugelung des Tieres, Anlage der extranukleären Spindel. d Cysten. Vergr. 1600. (Nach Janicki.

## 2. Lophomonas striata Bütschli.

Ganz im Gegensatz zu L. blattarum ist diese Art starr und unveränderlich in der Form. Gestalt spindelförmig, vorn abgestutzt, hinten spitz zulaufend. Pellicula versteift durch stabartige Rippen, welche längs verlaufen, bei spiraliger Drehung (Fig. 615). Im Innern wenig Entoplasma. Länge des Tieres 36—48 μ, ganz selten bis 64 μ.

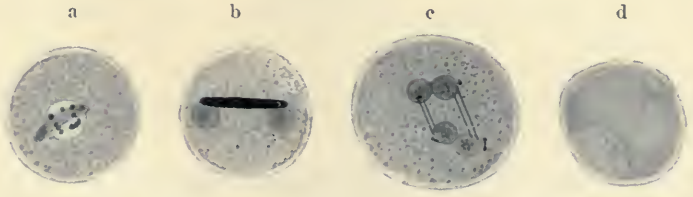



Fig. 614 a—d. Weiterentwicklung der Cysten von Lophomonas blattarum Stein. a—c Die Cyste wird mehrkernig. d Trockne Cyste aus dem Kot von Periplaneta. Vergr. 1600. (Nach Janicki.)

Mundöffnung fehlt, Aufnahme der Nahrung auf osmotischem Wege. Achsenstab vorhanden, nach vorn in einen langen, kegelförmigen, den ovalen Kern umschließenden Kelch übergehend (Fig. 615 a). Eine Kelchhülle fehlt hier. Befestigung des Geißelschopfs mit zwei Reihen von Basalkörnern ähnlich wie bei L. blattarum. Um den Achsenstab manchmal Anhäufung färbbarer größerer und kleinerer Körner. Formen mit mehreren Hinterenden werden gelegentlich beobachtet (vgl. S. 601, Polymastix).

Die Kernteilung verläuft in der Hauptsache ebenso wie bei L. blattarum, doch steht die Spindelachse parallel dem Achsenstabe. Der

Kern wandert auch aus dem Kelch und teilt sich etwa in der Mitte des Körpers. Während der alte Kelch, Achsenfaden und Geißelschopf

Fig. 615. Lophomonas striata Bütschli. a Exemplar nach dem Leben, b—d nach gefärbten Präparaten, c und d Teilungsstadien. Vergr. 1600. (Nach Janicki.)

noch bestehen, sind die neuen entsprechenden Gebilde der Tochtertiere schon ausgebildet und gleiten allmählich an beide Pole (Fig. 615). Zweiteilung durch Zerschnürung des langgestreckten Körpers in der Mitte der Längsachse. Vielteilung in freiem Zustand nie beobachtet. Auch hier findet in den Dauercysten Mehrfachteilung statt. Die Cystenhülle zeigt eine spiralige Streifung (Fig. 616). Die Pelliculastäbchen werden vor der Encystierung mit den übrigen Differenzierungen des Körperbaues rückgebildet. Cysten auch über ein Jahr unverändert beobachtet.

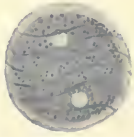


Fig. 616. Dauercyste von Lophomonas striata Bütschli. Vergr. 1600. (Nach Janicki.)

Ebenfalls in Periplaneta orientalis. Das gemeinsame Vorkommen hat zu allerhand Vorstellungen über die Beziehungen beider Formen zueinander geführt. Doch scheint es sich um zwei getrennte Arten zu handeln.

## 2. Familie: **Joeniidae** Grassi.

Größere bis sehr große Formen, die sehr zahlreichen Geißeln sind auf einer Fläche des vorderen Körperendes angebracht. Ein Achsenstab ist vorhanden, der an seinem Vorderende den Kern umfaßt und mit einem komplizierten Parabasalapparat in Verbindung steht.

### Gattung: **Joenia** Grassi.

#### **Joenia annectens** Grassi.

1893 Grassi und Sandias. In: Costit. e Svil. Soc. Termitidi Catania 1893.
1904 Grassi und Foà, Ricerche sulla riproduzione dei flagellati. 1. Processo di divisione delle Joenie e forme affini. In: Rendic. R. Accad. Lincei. Vol. 13. Ser. 5a. 2° sem. p. 241.

Das Tier, farblos und nicht metabolisch, hat eine beutelförmige Gestalt. Das schwach verschmälerte Vorderende ist schief abgestutzt,

Fig. 617. Fig. 618. Fig. 619.

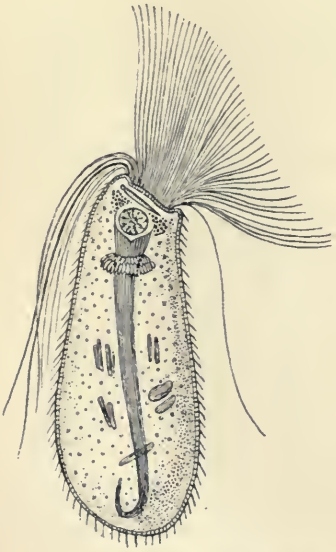


Fig. 617. Joenia annectens Grassi. (Nach Bütschli.)

Fig. 618. Joenia annectens Grassi. Individuum mit Pseudopodium am Vorderende. (Nach Grassi und Foà.)

Fig. 619. Joenia annectens Grassi. Teilung des Achsenstabes nach seiner Entstehung aus der extranukleären Spindel. (Nach Grassi und Foà.)

während das Hinterende abgerundet ist. Am Vorderende können Pseudopodien ausgestreckt werden (Fig. 617 u. 618).

Der abgestutzte, schwach vertiefte Vorderrand trägt den Wimperbusch, welcher so lang ist, wie der Körper; der ganze Leib ist außerdem mit unbeweglichen kurzen Börstchen besetzt (Fig. 617).

Der rundliche Kern liegt dicht hinter dem Geißelfeld; er wird umfaßt von vorderen Fortsätzen eines fibrillären Achsenstabes, welcher den ganzen Körper der Joenia durchzieht. In Verbindung mit diesem Achsenskelett stehen in der Region des Kerns sehr komplizierte Strukturen, so ein Parabasalapparat und Blepharoplast, verschiedene fibrilläre und scheibenförmige Bildungen, am Hinterende Muskelfibrillen. Die Mundöffnung ist nicht sicher festgestellt.

Die Fortpflanzung erfolgt durch Zweiteilung, bei welcher neben dem Kern sich eine Zentralspindel bildet, welche sich in die Länge streckt und in den Tochtertieren die Achsenskelette liefert (Fig. 619), während das alte Achsenskelett des Muttertieres resorbiert wird. Also ähnliche Vorgänge, wie bei Polymastiginen (?) und Hypermastiginen jetzt vielfach angegeben, zum Teil aber strittig sind.

Die Art kommt im Enddarm von Calotermes flavicollis in Südeuropa vor und zeigt das Plasma im hinteren Abschnitt des Körpers von Holzstückchen erfüllt, welche aus dem Darm des Wirtes stammen.

Neuerdings unterscheiden Grassi und Foà zwei Formen, eine größere und eine kleinere, welche eventuell spezifisch verschieden sind, sich aber in den Grundzügen der Organisation sehr gleichen.

## Gattung: **Parajoenia** Janicki.

1915 Janicki, in: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 112. p. 586.

Parajoenia Grassii Janicki ist eine Form von ovaler Gestalt, mißt 43 μ in der Länge und 25 μ in der Breite. Zahlreiche lange Geißeln am Vorderende vorwiegend längs zweier halbkreisförmiger Felder angeordnet. Dazu eine lange Schleppgeißel mit einem besonderen Verankerungsapparat (Schleppgeißelscheide Janickis, Fig. 620). Blepharoplast seitlich vom Kern, der selbst gelappt ist und ein Karyosom enthält. Parabasalapparat stark entwickelt, besteht aus zwei in der Nähe des Kerns asymmetrisch angebrachten Schläuchen, welche mit dem Blepharoplast durch Fibrillen verbunden sind. Um den Parabasalapparat schließt sich ein eigenartiges Kanalsystem. Achsenstab sehr kräftig, streifig strukturiert; umfaßt mit hakenförmigen Fortsätzen seiner Hülle am Vorderende den Kern. Hinterende des Körpers mit borstenähnlichen Geißeln besetzt. An den Vordergeißeln Basalkörner, an diesen hinteren Geißeln parabasalkörper ähnliche Gebilde.

Fig. 620. Parajoenia Grassii Jan. Vergr. 1500. (Nach Janicki.)

Die Teilung erinnert, so weit sie untersucht ist, an diejenige von Devescovina (vgl. S. 599).

Die Art ernährt sich von Holz.

Im Enddarm von Calotermes castaneus Burm. Honolulu, Sandwichinseln.

### Gattung: **Mesojoenia** Grassi.

1911 Mesojoenia decipiens Grassi, in: Rend. R. Accad. dei Lincei Roma. Cl. di Sci. fis. mat. e nat. Ser. 5. Vol. 20. p. 725.

Große Art mit Geißelbusch auf einem großen Teil der Oberfläche. Achsenstab mit sehr eigenartigem Vorderende, stark aufgewunden am Hinterende; doppelter Parabasalapparat in Gestalt von Krägen mit Blättchen. Lebt in Calotermes flavicollis in Südeuropa.

### Gattung: **Microjoenia** Grassi.

1893 Microjoenia Grassi e Sandias, Cost. e Svil. Soc. dei Termitidi. Catania.

Kleine Art mit Geißeln am Vorderende, welche in Längsreihen angeordnet sind und einen Kreis freilassen, unter dem eine flüssigkeiterfüllte Vakuole liegt. Ein Achsenstab vorhanden. Einschlußkörper (Fig. 621).

Fig. 621. Microjoenia sp. (Nach Grassi und Sandias.)

## 3. Familie: **Trichonymphidae** s. str. Janicki.

Sehr große Formen, mit sehr vielen und sehr langen Geißeln, welche am vorderen Körperende entspringen; die Geißelzone kann sich über mehr als ein Drittel des Körpers ausdehnen und ist durch einen Zwischenraum in eine vordere und hintere Region geteilt. Das geißelfreie Vorderende ist mit einer knopf- oder röhrenförmigen Differenzierung ausgestattet („Kopforgan"). Ein Achsenstab fehlt, dagegen ist der Kern von einem körbchenartigen Fibrillengebilde umgeben. Am Vorderende findet sich eine flüssigkeiterfüllte Vakuole.

### Gattung: **Trichonympha** Leidy.

#### **Trichonympha agilis** Leidy.

1887 u. 1881 Leidy, in: Proceed. Acad. Nat. Sci. Philadelphia.
1897 Porter, in: Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge. Mass. Vol. 31. p. 47.
1904 Foà, A., in: Atti R. Accad. dei Lincei Roma. Vol. 13. p. 618.

Trichonympha agilis ist ein großes, sehr auffallendes Tier. Das Hinterende pflegt abgerundet zu sein, das Vorderende ist in einen flaschenförmigen Hals ausgezogen.

Der Körper ist ziemlich kontraktil, die Gestalt wechselt von Spindel- zu Kreiselform. In der mittleren Region kann der Körper eingeschnürt werden.

Am Vorderende entspringen auf einer Papille viele lange Geißeln, welche in zahlreichen Kränzen angeordnet sind, die sich auch auf den hinteren Teil des Körpers fortsetzen; sie sind teils nach außen,

teils nach hinten gerichtet. Die hinteren umgeben den Körper wie ein wogender Mantel (Fig. 622).

In der Region zwischen beiden Körperhälften liegt der rundliche Kern. Er ist von einem sehr komplizierten Stützapparat umgeben, welcher an den Parabasalapparat von Joenia erinnert. Es ist dies ein ganzes System von Fibrillen und Stäbchen, welches in seiner Gesamtheit wie ein kunstvolles Körbchen aussieht.

Dies ganze Gebilde wird bei der Zweiteilung aufgelöst und in den Tochtertieren neugebildet. Auch hier verläuft die Zweiteilung des Kerns nach dem Grassischen Typus, d. h. ohne Auflösung der Kernmembran und in Anlehnung an eine extranukleäre Spindel. Eine faserige Spindel soll daneben innerhalb der Kernmembran sichtbar werden (Fig. 606, S. 607).

Fig. 622.

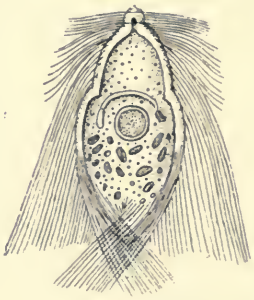


Fig. 622. Trichonympha agilis Leidy. (Nach Bütschli.)

Fig. 623.

Fig. 623. Trichonympha agilis Leidy. (Nach Grassi.)

Auch bei dieser Art werden zwei Formen unterschieden, eine kleinere und eine große, die merkwürdigerweise grundlegende Unterschiede in der Kernteilung erkennen lassen. Erstere zeigt deutliche chromosomenähnliche Bildungen im Kern, in welchem im Verlauf der Teilung sehr deutliche Tochterplatten auftreten. Die große Form dagegen bildet einen Knäuelfaden aus, der sich längs spaltet und dann, durchgeschnürt auf die Tochtertiere verteilt wird (Fig. 606).

Das Plasma ist im hinteren Abschnitt des Körpers von zahlreichen Holzfragmenten erfüllt, welche aus dem Enddarm der Wirte stammen. Der Parasit bewohnt Termes flavipes und Leucotermes lucifugus meist in großer Menge.

Er wurde bisher in Nordamerika und in Italien beobachtet.

Die kleinere Form beschreibt neuerdings Grassi als besondere Art, T. minor Grassi (1911). Bei ihr ist die vordere Geißelzone viel kleiner als bei T. agilis, die Fasern des Körbchens verlängern sich bis hinter den Kern und kreuzen sich daselbst.

### Gattung: **Gymnonympha** Dobell.

#### **Gymnonympha zeylanica** Dobell.

1910 Dobell, C. C., On some parasitic Protozoa from Ceylon. In: Spolia Zeylanica. Vol. 7. Part 26. p. 65.

Art mit relativ wenigen, am zugespitzten Vorderende sitzenden Geißeln; Gestalt oval oder birnförmig, sehr metabolisch. Vorderende kegelförmig, bedeckt von einer blasenartigen Kuppe. An deren unterem Rande entspringt der einzige Ring von Geißeln. Maximalgröße des Tieres 150 μ, Geißeln nur halb so lang als der Körper. Pellicula im ersten Körperdrittel längsgestreift (Fig. 624). Kern im Vorderende gelegen, kugelig, 15 μ Durchmesser.

Holz als Nahrung erfüllt das Plasma des Hinterendes. Kleine Formen mit hinten gelegenem Kern wurden für Jugendstadien gehalten (?).

In Calotermes militaris in Ceylon (Peradeniya).

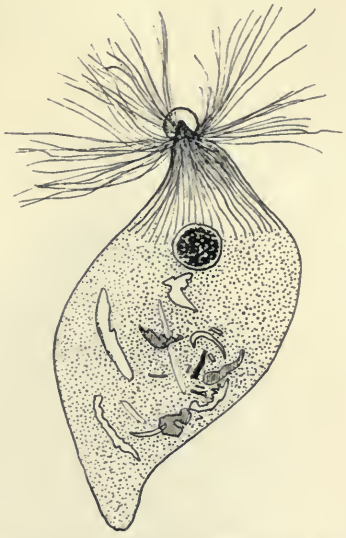


Fig. 624. Gymnonympha zeylanica Dobell. Vergr. ca. 1000. (Nach Dobell.)

### Gattung: **Leidyonella** Frenzel.

#### **Leidyonella cordubensis** Frzl.

1891 Frenzel. In: Arch. mikr. Anat. Vol. 38. p. 301.

Große, farblose Trichonymphide, 200—450 μ lang. Vorderende konisch zugespitzt, mit einem Busch langer Geißeln, die fast körperlang sind. Körper beutelförmig. Pellicula mit Längsstreifen, welche in einem schraubig gedrehten Schopf bewegungsloser Borsten am Hinterende auslaufen. Kern kugelig, im Vorderteil.

Im Enddarm von Eutermes inquilinus (Geschlechtstiere), Cordoba, Argentinien.

## 4. Familie: **Holomastigotidae** Janicki.

Große bis sehr große Formen, über deren ganzen Körper sich die Geißeln erstrecken, so daß sie fast wie Ciliaten äußerlich aussehen; die Geißeln stehen entweder dicht beieinander ohne besondere Anordnung oder sind in Spirallinien angeordnet. Kopforgan vorhanden, kann eventuell auch fehlen (?). Achsenstäbe vorhanden oder fehlend.

### Gattung: **Pseudotrichonympha** Grassi.

Die geißeltragende Region umfaßt bei dieser Gattung den ganzen Mittelteil des Körpers und läßt nur das äußerste Vorder- und Hinterende frei. Die Geißeln sitzen in Spiralreihen.

Die einzige bisher bekannte Art war von Hartmann irrtümlicherweise für das Weibchen von Trichonympha gehalten worden. Sie erreicht Maße von 160 : 80 μ. Ein Kopforgan fehlt. Kern liegt am Vorderende. Kein Achsenstab oder ähnliche Skelettstruktur (Fig. 625).

### Gattung: **Spirotrichonympha** Grassi.

1893 Grassi und Sandias, Pirsonympha nec Leidy!
1911 Grassi. In: Rend. R. Accad. dei Lincei Roma. Cl. d. Sci. fis., mat. e nat. Vol. 20. p. 725.

Die spiralig angeordneten Geißeln erstrecken sich über den ganzen Körper; am Vorderende nehmen sie transversale Anordnung an (Fig. 626).

Fig. 625. Fig. 626.

Fig. 625. Pseudotrichonympha sp. (Nach Hartmann.)

Fig. 626. Spirotrichonympha sp. (Nach Grassi und Sandias.)

### Gattung: **Holomastigotoides** Grassi.

1911 Grassi. In: Rend. R. Accad. dei Lincei Roma. Cl. d. Sci. fis. mat. e nat. Vol. 20. p. 725.

Mit diesem Namen belegt Grassi die angeblichen Männchen von T. Hertwigi Hartmann. Es ist eine große Form mit einem den ganzen Körper bedeckenden Kleid von Geißeln, welche in Spirallinien angeordnet sind. Am Vorderende befindet sich ein röhrenförmiges Kopforgan. Der Kern, im Vorderteil gelegen, ist groß, rund und reich an färbbaren Substanzen.

Holomastigotoides Hertwigi Hartmann, Brasilien (Fig. 627), im Darm von Captotermes Hartmanni.

### Gattung: **Holomastigotes** Grassi.

1893 Grassi e Sandias. In: Cost. e sviluppo della Soc. dei Termitidi. Catania.

Holomastigotes elongatum Grassi und Sandias ist ein schlankes Tier mit spiralig angeordneten Reihen von Geißeln, welche den ganzen Körper bedecken. Am Vorderende hören die Geißelreihen auf (Fig. 628). Die axialen Gebilde der vorigen Gattung fehlen. Im Endoplasma und längs der Geißelspiralen finden sich eigenartige Granulationen. Der Kern liegt ganz nahe am Vorderende.

Die Form ernährt sich offenbar saprosmisch.

Vorkommen in Südeuropa.

## IV. Ordnung:

## **Distomatina** Klebs.

Kompliziert gebaute Flagellaten von eigenartiger Körperform, mit bilateralem, meist asymmetrischem Körper, fast stets abgeplattet. Geißeln in größerer Anzahl, 4, 6, 8 oder viele, teils als Schwimmgeißeln, teils als Schleppgeißeln ausgebildet, jedenfalls fast stets ungleichartig. Meist sind sie in zwei gesonderten Gruppen angeordnet. Die Pellicula ist zart, der Körper vielfach metabolisch.

Kernverhältnisse noch sehr unvollkommen bekannt; die meisten Arten sind offenbar zweikernig. Teilung verläuft in typischer Weise als Längsteilung. Die Kerne liegen stets im Vorderende, wie mir scheint, in einer Hülle. Die kontraktile Vakuole, wenn vorhanden, im Hinterende des Körpers oder an wechselnden Stellen, also im Plasma beweglich.

Fig. 627. Fig. 628.

Fig. 627. Holomastigotoides Hertwigi Hartm. (Nach Hartmann.)

Fig. 628. Holomastigotes elongatum Gr. u. S. (Nach Grassi u. Sandias.)

Tierische und saprosmische (?) Ernährung; im ersteren Fall, oft in Mulden, Furchen oder Taschen, an den Seitenrändern und im hinteren Teil des Körpers paarige Mundstellen, an deren Rand oder in deren Grund die Geißeln entspringen.

Bewohner des Süßwassers, von Infusionen und Darmparasiten von Wirbeltieren. Als Reservestoffe werden glykogenartige Körper und fettes Oel angegeben.

Die Verwandtschaftsverhältnisse der Distomatinen sind noch ganz ungeklärt. Direkte Beziehungen zu den Polymastiginen sind nicht nachweisbar, obwohl sie diesen im komplizierten Kernbau, in der vielfach verfestigten, formgebenden Pellicula und den fibrillären Bildungen gleichen. Die Polymastiginen und Hypermastiginen bilden aber eine

einheitliche Reihe von unsymmetrischen Formen, von denen die Distomatinen durch ihre Bilateralität sehr abstechen. Vielleicht ist an eine Ableitung von den Amphimonadinen zu denken, der einzigen Familie der Protomonadinen, welche sonst keine Fortsetzung in komplizierter gebauten Flagellaten gefunden hätte.

Fig. 629. Gyromonas ambulans Sel. Vergr. ca. 800. (Nach Seligo.)

Gattung: **Gyromonas** Seligo.

Gyromonas ambulans Sel. ist ein ganz flachgedrücktes, etwas spiralig gedrehtes, formbeständiges Süßwasserflagellat von 6—10 μ Länge, 4—6 μ Breite. Körper etwa wappenschildförmig, an den Vorder-

Fig. 630 a—c. Trigonomonas compressa Klebs. a einen Bacillus verschluckend. b Typische Form. c Teilungsstadium. Vergr. ca. 750. (Nach Klebs.)

ecken je zwei Geißeln, davon eine Schlepp-, die andere Schwimmgeißel, beide körperlang (Fig. 629). Dienen freier Schwimmbewegung oder einem eigenartigen Schreiten auf der Unterlage, wobei die vorderen Geißeln mit den hinteren abwechseln. Kern exzentrisch.

Gattung: **Trigonomonas** Klebs.

Trigonomonas compressa Klebs, eine sechsgeißelige Form, vorn breiter als hinten, abgeplattet, metabolisch, von 24—33 μ Länge,

10—16 μ Breite. Mundstellen an beiden Körperseiten, in je einer schraubig verlaufenden Mulde. Geißeln zu je dreien am oberen Ende der Mundfurchen (Fig. 630a u. b). Kern am Vorderende, biskuitförmig, wohl auch doppelt. Kontraktile Vakuole von wechselnder Lage im Körper. Schwimmbewegung rotierend. Längsteilung beobachtet (Fig. 630c). Frißt Bakterien und kleine Protisten. Süßwasser.

Fig. 631a und b. a Trepomonas Steinii Klebs, Seitenansicht. b Trepomonas agilis Duj. forma communis, Flächenansicht. Vergr. 1600. (Nach Klebs.)

Gattung: **Trepomonas** Dujard.

Trepomonas agilis Klebs, wie die übrigen Arten der Gattung klein, 7—25 μ lang, 2—15 μ breit, stark abgeplattet, am Vorderende schmäler als am Hinterende, das in zwei flügelförmige, platte Fortsätze ausläuft (Fig. 631b). In der Bucht vor diesen Fortsätzen die Mundöffnungen; bei Anblick von oben eine Mundtasche sichtbar, die andere durch den Flügelfortsatz verdeckt; Querschnitt des Körpers daher S-förmig. Geißeln 8, je zu vieren in der Mitte der Seitenränder entspringend, ungleich groß. Kerne am Vorderende, wahrscheinlich stets in der Zweizahl. Längsteilung beob-

Fig. 632a—c. a Hexamitus inflatus Duj. Vergr. 1040. b Hexamitus fissus Klebs. Vergr. 960. c Hexamitus crassus Klebs. Vergr. 800. (Nach Klebs.)

achtet. Plasma lebhaft rotierend; kontraktile Vakuole in der Körpermitte entstehend, in der Mittellinie nach hinten wandernd und sich dort entladend. Ernährung durch Aufnahme von Bakterien und Protisten. Schwimmt rotierend, während T. Steinii Klebs (Fig. 631a) auf den Geißeln stelzt und springt. T. rotans Klebs (Fig. 633d).

## Gattung: **Hexamitus** Dujardin.

Die kleinen Arten dieser Gattung sind farblos, nackt und daher oft sehr metabolisch, manchmal selbst direkt amöboid. Die Gestalt ist meist ungefähr oval, aber nach hinten abgestutzt oder zugespitzt und in Zipfel ausgezogen. Am Seitenrand jederseits eine Spalte, aus welcher eine lange Schleppgeißel hervorragt, welche mitunter auch zu vorübergehender Anheftung benutzt wird. Sie entspringt weit vorn im Körper. Nahe bei ihrem Ursprung, am Vorderende, entspringen jederseits 3 gleich lange, ansehnliche Geißeln, jeweils zu einer Gruppe vereinigt. Die Tiere sind also 8-geißelig. Die beiden Kerne liegen am Vorderende zwischen den beiderseitigen Geißelursprüngen. Meist

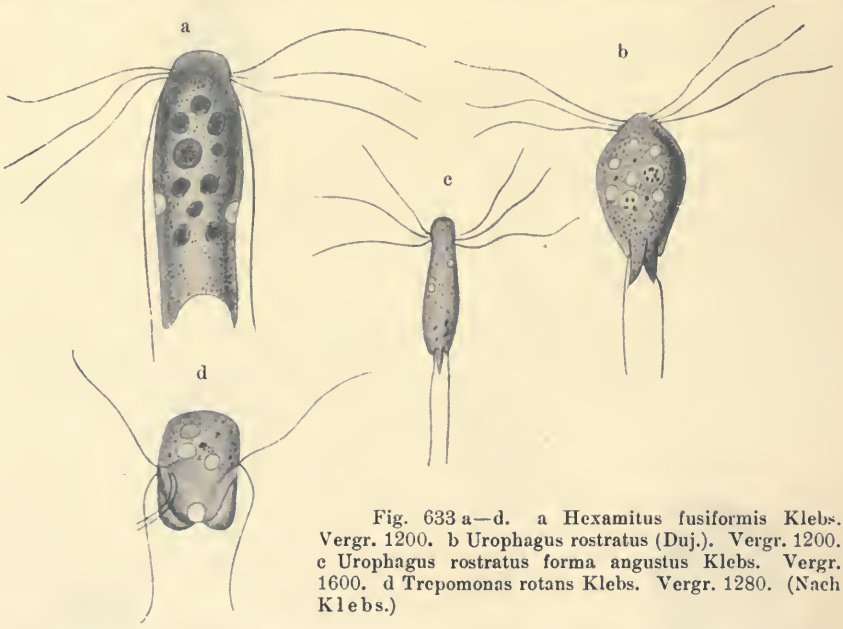



Fig. 633 a—d. a Hexamitus fusiformis Klebs. Vergr. 1200. b Urophagus rostratus (Duj.). Vergr. 1200. c Urophagus rostratus forma angustus Klebs. Vergr. 1600. d Trepomonas rotans Klebs. Vergr. 1280. (Nach Klebs.)

am Hinterende öffnet sich die einzige kontraktile Vakuole. Die Furchen, aus denen die Schleppgeißeln hervorragen, liegen an den entgegengesetzten Flächen des abgeplatteten Körpers; d. h. wenn die rechte Furche nach oben liegt, ist die linke auf der Unterseite. Die Nahrungsaufnahme vermitteln Mundstellen, welche in diesen Furchen oder neben ihnen liegen. Die Teilung ist eine regelrechte Längsteilung, bei der die Kerne eine Mitose durchmachen und zunächst zu vier Kernen werden. Dabei sollen die Achsenfäden nach neuesten Angaben von Swezy (1915) sich durch Längsteilung verdoppeln und so zur Bildung der Achsenfäden der Tochtertiere führen. Außer Zweiteilung wurde bei parasitischen Arten (H. oratus, H. intestinalis und H. batrachorum) multiple Teilung beobachtet, wobei, wie bei anderen parasitischen Flagellaten vielkernige Formen entstehen, die erst nachträglich durch Plasmotomie in 4—11 Tochtertiere zerfallen.

Die Gattung enthält frei — in Infusionen — lebende Arten und Parasiten.

Nach Bütschli und Klebs finden sich im Körper von Hexamitusarten große weißliche Kugeln, welche sich wie Glykogen ver-

halten, das ja in anderen Protozoengruppen vielfach vorkommt, bei Mastigophoren aber sonst fehlt.

Es sind einige Zweifel entstanden, ob die parasitischen Formen als besondere Gattung abzutrennen sind. Angeblich nehmen die parasitischen Arten keine geformte Nahrung auf und entbehren einer Mundöffnung. Das wäre nur ein Anpassungscharakter von untergeordneter Bedeutung, ist aber nach meinen Beobachtungen nicht einmal zutreffend. Es wurden aber auch noch einige weitere Unterschiede angegeben. So beschrieb Prowazek Octomitus intestinalis Prow. aus der Ratte, eine Form, bei der sich die Kerne annähernd berühren und von ihnen aus zur Ursprungsstelle der hinteren Geißeln zwei Achsenstäbe ziehen. Da es mir fraglich erscheint, ob diese scheinbaren Verschiedenheiten

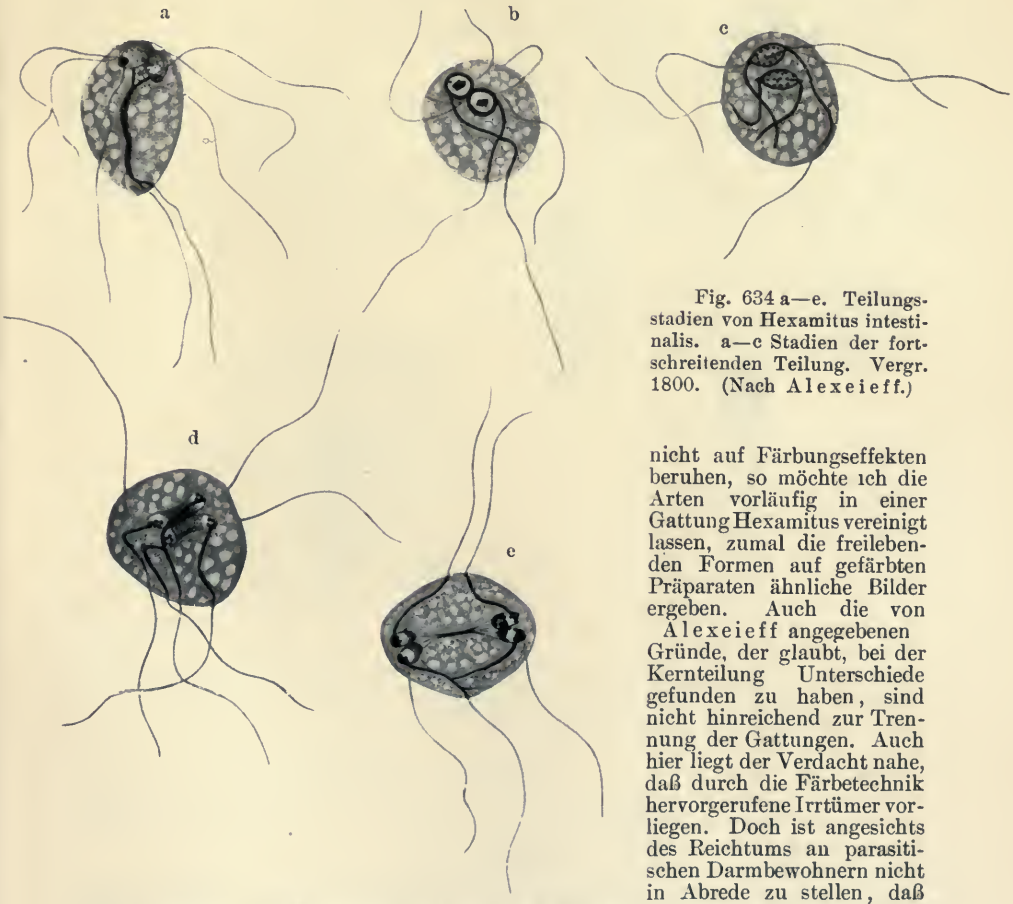



Fig. 634 a—e. Teilungsstadien von Hexamitus intestinalis. a—c Stadien der fortschreitenden Teilung. Vergr. 1800. (Nach Alexeieff.)

nicht auf Färbungseffekten beruhen, so möchte ich die Arten vorläufig in einer Gattung Hexamitus vereinigt lassen, zumal die freilebenden Formen auf gefärbten Präparaten ähnliche Bilder ergeben. Auch die von Alexeieff angegebenen Gründe, der glaubt, bei der Kernteilung Unterschiede gefunden zu haben, sind nicht hinreichend zur Trennung der Gattungen. Auch hier liegt der Verdacht nahe, daß durch die Färbetechnik hervorgerufene Irrtümer vorliegen. Doch ist angesichts des Reichtums an parasitischen Darmbewohnern nicht in Abrede zu stellen, daß durch genauere Untersuchungen doch einmal die Verschiedenheit der Gattungen noch nachgewiesen werden könnte.

Die freilebenden Formen sind hauptsächlich von Klebs studiert worden, von ihnen erwähnen wir nur einige Arten.

### 1. Hexamitus inflatus Dujardin.

1892 Klebs. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 55. p. 338.

Länge 13—25 μ. Schwach abgeplattet, eiförmig bis zylindrisch, hinten abgestutzt. Schleppgeißel 1—2mal so lang wie der Körper.

Körper oft von Glykogenkugeln erfüllt. Geißelspalten schmal, bis zum Hinterrand reichend (Fig. 632a).

Häufig in Sumpfwasser, auch in Infusionen. Nach Certes auch im Darm von Austern (Ostrea edulis und angularis) gefunden (?).

Aehnlich sind Hexamitus fissus Klebs (Fig. 632b), pusillus Klebs, crassus Klebs (Fig. 632c), fusiformis Klebs (Fig. 633a). Sie sind alle in Körpergröße und -formen, Bildung der Mundspalten und Geißelfurchen und relativer Länge der Geißeln voneinander verschieden. H. crassus ist insofern bemerkenswert, als Mundspalte und Geißelfurche voneinander getrennt sind.

### 2. Hexamitus intestinalis Duj.

1841 Hexamita intestinalis Dujardin.
1865 Amphimonas intestinalis Diesing.
1879 Dicercomonas (Monomorphus) ranarum Grassi.
1882 Dicercomonas intestinalis (Duj.) Grassi. In: Atti Soc. ital. Sci. nat. Vol. 24. p. 165.
1892 Hexamitus intestinalis Klebs. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 55. p. 340.
1908 Octomitus sp. Dobell. In: Proceed. Cambridge Philos. Soc. Vol. 14. p. 128.
1908 Alexeieff, A., Sur la division de Hexamitus intestinalis Dujardin. In: Compt. rend. de la Soc. de Biol. Vol. 65. p. 403.

Fig. 635.

Fig. 636.

Fig. 635. Hexamitus intestinalis Duj. Habitusbild. (Nach Dobell.)

Fig. 636. Encystierung von Hexamitus intestinalis Duj. (Nach Dobell.)

Länge 12—16 μ, Breite 6—7 μ. Nach Dobell kommen sehr kleine Individuen von 2—3 μ Länge vor.

Schlanke Art, welche im Darm und in der Leibeshöhle (?) von Batrachiern und Tritonen, auch des Axolotl, vorkommt. Vorkommen von Geißelspalten nicht sicher, vielleicht Längsfurchen. Komplizierter Geißelverankerungsapparat in Verbindung mit dem hantelförmigen (?) Kern.

Grassi fand die Art im Darm von Rana esculenta und Bufo vulgaris. Angeblich kommt sie auch in Schildkröten und Eidechsen vor. Sehr merkwürdig ist die Angabe von Danilewsky, daß sie bei Verschlechterung der Ernährungsbedingungen des Wirts in Lymphe, Blut, Galle und Urin eindrängen und sich daselbst vermehrten.

Ovale Dauercysten (Fig. 636) von Dobell beschrieben.

Bei Regenbogenforellen und Wassersalamandern wird das Flagellat oft in großen Massen bei Entzündungen der Schleimhaut des Darms gefunden. Ob da ein kausaler Zusammenhang vorliegt, ist unsicher.

### 3. **Hexamitus muris** (Grassi).

1882 Dicercomonas muris Grassi. In: Atti Soc. ital. Sci. nat. Vol. 24. p. 106.
1904 Foà, A., Ricerche intorno a due specie di flagellati parasiti. In: Atti R. A. Lincei. Vol. 13. p. 121.
1907 Wenyon, C. M., Observations on the Protozoa in the intestine of Mice. In: Arch. f. Protistenk. Suppl. Vol. 1. p. 193.

Körper länglich-oval, Hinterende verschmälert, biegsam. Dieses nur 4—6 μ lange, 2 μ breite Flagellat wurde von Grassi im Darm von verschiedenen Mus-Arten und von Arvicola arvalis gefunden. Wahrscheinlich identisch ist der von Prowazek aus dem Darm der Ratte beschriebene Octomitus intestinalis (Arb. a. d. Kais. Ges.-Amt. Vol. 21. 1904. p. 38), dessen erwachsene Exemplare 8—12 μ Länge, 5 bis 7 μ Breite erreichen, während daneben viel kleinere Individuen vorkommen.

Fig. 637. Urophagus intestinalis Moroff. a Freies Individuum aus dem Darm von Motella mustela. b Vermehrungscyste. Vergr. 2500. (Nach Alexeieff.)

Wenyon hat beide Formen bei Mäusen beobachtet und läßt es unentschieden, ob es verschiedene Arten sind. In beiden Formen hat er kompliziert angeordnete Fasern und zwei am Vorderende gelegene Kernmassen beobachtet. Doch findet er gewisse Verschiedenheiten. Auch fand er die kleine Form ausschließlich im Dünndarm, die große ausschließlich im Blinddarm. Vielleicht handelt es sich um „Standortsvarietäten".

## Gattung: **Urophagus** Klebs.

1892 Urophagus rostratus (Stein) Klebs. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 55. p. 341.

Urophagus unterscheidet sich von allen anderen Distomatinen durch die einheitliche Mundöffnung, welche am Ende des schnabelförmigen Schwanzfortsatzes liegt und von zwei übereinander liegenden Klappen umschlossen ist (Fig. 633 b). Mit letzteren umfassen die Tiere Detritus und Bakterien, von denen sie sich nähren. Sonst erinnern die Tiere äußerlich sehr an Hexamitus, indem sie die 8 Geißeln in gleicher Anordnung zeigen und den gleichen inneren Bau haben. Eine kleine, schmale Form unterscheidet Klebs als var. angusta (Fig. 633 c).

Urophagus rostratus lebt wie die Hexamitusarten in fauligen Gewässern und Infusionen. Aehnliche Formen sind von verschiedenen Autoren im Darm von Fischen beobachtet worden. So wurde in Leucaspius delineatus von Seligo, bei Regenbogenforellen von Moroff eine Form gefunden, die letzterer Urophagus intestinalis Mor. nannte. Alexeieff, der entsprechende Formen bei den marinen Fischen der Gattungen Motella und Box fand, beschreibt den inneren Bau und vierkernige Vermehrungscysten (Fig. 637). Da die Nahrungsaufnahme bei diesen bakterienfressenden Formen noch nicht beobachtet wurde, ist ihre Zugehörigkeit zur Gattung Urophagus nicht gesichert.

## Gattung: **Lamblia** Blanchard.

### Lamblia intestinalis (Lambl).

1859 Cercomonas intestinalis Lambl. In: Prager Vierteljahrsschrift für die prakt. Heilkunde. Vol. 61.
1875 Hexamitus duodenalis Davaine. In: Artikel Monadiens, Dictionnaire encyclop. Sci. médic. Sér. II. Vol. 9.
1879 Dimorphus muris Grassi. In: Gazetta medica ital. Lombard. No. 45.
1881 Megastoma entericum Grassi. In: Gazz. degli Ospitali. Anno 2. No. 13—15.
1882 Giardia[1]) Künstler.
1886 Megastoma intestinale Blanchard. In: Zoologie médicale. Paris.
1888 Lamblia intestinalis Blanchard. In: Bull. Soc. Zool. Franç. Vol. 13.
1888 Megastoma entericum Grassi u. Schewiakoff. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 46. p. 143.
1901 Megastoma entericum Metzner, Unters. an Megastoma enter. aus dem Kaninchendarm. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 70. p. 299.
1908 Bensen, Bau und Arten der Gattung Lamblia. In: Zeitschr. f. Hyg. u. Inf. Vol. 61.
1908 Bohne und Prowazek, Zur Frage der Flagellatendysenterie. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 12. p. 1.
1909 Noc, F., Observations sur le cycle évolutif de Lamblia intestinalis. In: Bull. Soc. Path. exotique. Paris. Vol. 2. p. 93.
1915 Kofoid, Ch. A., and Christiansen, Elisabeth B., On the life history of Giardia[1]). In: Proc. Nat. Acad. of Sc. Vol. 1. No. 11. p. 547.

Die Körpergestalt ist ausgesprochen rübenförmig; vorn ist der Körper durch einen schiefen Ausschnitt an der Bauchseite tief ausgehöhlt; dadurch ist eine Sauggrube gebildet, deren Ränder sich über die Körperoberfläche erheben und kontraktil sind (Fig. 638 A und B). Die Sauggrube ist von einer stark färbbaren Fibrille eingefaßt (Fig. 639), während sie in Fig. 642 A—C fehlt. Der Ausdruck Peristom, der für diese Sauggrube von manchen Autoren verwandt wird, ist sachlich nicht gerechtfertigt.

Der Bau des Tieres ist also ein bilateral-symmetrischer.

Das schlank und spitz zulaufende schwanzartige Hinterende, auf welchem an der Bauchseite bis zum Hinterrand der Sauggrube eine Längsrippe verläuft, verlängert sich in zwei lange Geißeln. Die übrigen Geißeln verteilen sich derart, daß am Vorderende des Tieres, am Vorderrande der Sauggrube ein Paar und in der Mitte des Hinterrandes desselben zwei Paar inseriert sind (Fig. 638a u. 639). Das vordere Paar beginnt tief im Innern des Tieres am Vorderende des Achsen-

1) Kofoid und Christiansen haben neuerdings den vollkommen verschollenen Namen Giardia ausgegraben, den sie an die Stelle von Lamblia setzen. Ich halte es nicht für richtig, diesen den Fortschritt der Wissenschaft behindernden Sport mitzumachen, durch den ein Name, mit dem eine ganze Literatur verbunden ist, durch das Ergebnis einer nicht naturwissenschaftlichen, sondern philologischen Entdeckung ersetzt werden soll.

stabs mit je einer Fibrille; diese Fibrillen laufen bogenförmig je zur Gegenseite des Tieres, indem sie sich im Vorderende überkreuzen. An der Kreuzungsstelle sind beide Fibrillen durch eine knotige Verdickung

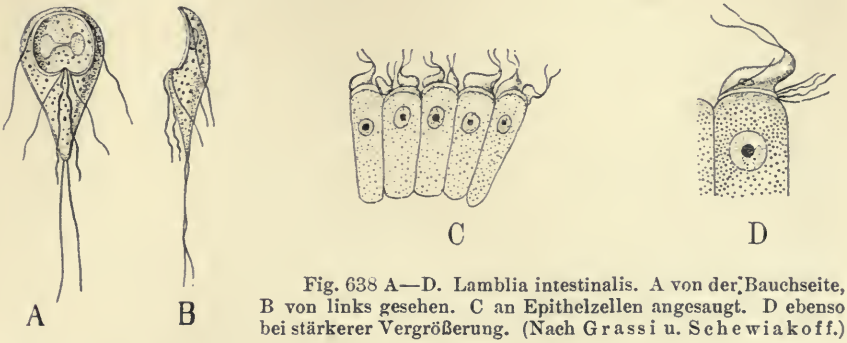



Fig. 638 A—D. Lamblia intestinalis. A von der Bauchseite, B von links gesehen. C an Epithelzellen angesaugt. D ebenso bei stärkerer Vergrößerung. (Nach Grassi u. Schewiakoff.)

vereinigt, das vordere Chiasma. Die Geißeln selbst entspringen erst am Seitenrand des Tieres. Der hintere Rand der Sauggrube bildet in seiner Mitte eine nach vorn gerichtete Spitze; an dieser Stelle entspringen die beiden mittleren Geißelpaare, die einen mehr nach innen, die anderen nach außen zu. Im ganzen sind also 8 Geißeln vorhanden (Fig. 638 A), sie sind sämtlich nach hinten gerichtet. Basalkörner am Grund der Geißeln und Stützfasern im Innern des Körpers dienen offenbar der Verfestigung der Insertionspunkte der Geißeln und tragen dazu bei, dem Tier seine Eigenform zu erhalten (Fig. 639).

Fig. 639. Schema des Baues von Lamblia microti (Kof. und Christ.). Vergr. 3400. (Nach Kofoid und Christiansen.)

Die Basalkörner aller Geißeln sind durch dies Fibrillensystem untereinander verbunden. Je eine solche als Rhizoplast bezeichnete Fibrille setzt das ganze System mit den Kernen in Verbindung. Sie entspringt aus dem Karyosom jedes Kerns, geht durch das „Centrosom", an dessen oberen Rand und begibt sich zu dem Blepharoplast der zugekehrten Seite am Kopf des Achsenstabes. Metzner hat zuerst die Meinung geäußert, daß die Fibrillen reizleitende Strukturen seien.

Der einzige Achsenstab des Tieres (es sollen ihrer nach Kofoid und Christiansen nicht zwei sein, wie die meisten bisherigen Beschreibungen angeben) entspringt am Vorderende des Körpers von zwei Blepharoplasten, von denen auch sämtliche Geißeln ihren Ursprung nehmen. Jene sind durch einen brückenförmigen Strang miteinander verbunden.

Bei der Bewegung spielen die Mittelgeißeln die Hauptrolle, sie wirbeln stets lebhaft umher, während die Schwanzgeißeln nach-

schleppen; die vorderen und die Seitengeißeln führen nur sanfte rudernde Bewegungen aus. Letztere beiden Paare scheinen vielfach in dem Teil, der nicht frei über die Kontur des Tieres vorragt, mit der Pellicula verschmolzen zu sein.

Das Protoplasma ist hyalin und sehr fein granuliert. Der Körper ist von einer sehr feinen Pellicula überzogen.

In dem durch die Anwesenheit der tiefen Sauggrube dünnen vorderen Körperteil befinden sich die Kerne (Fig. 639). Es sind auch hier wie bei den übrigen Distomatinen zwei symmetrisch gelagerte Kerne vorhanden. Die verschiedenen Angaben der Untersucher über Vorkommen eines einzigen hantelförmigen Kerns, über zwei durch einen Verbindungsstrang verbundene Kerne usw. scheinen nach meinen eigenen Erfahrungen darauf zurückzuführen zu sein, daß auch hier die Kerne von einer dichteren Zone umgeben sind, die sich in den Präparaten verschieden färbt.

Die Kerne sind oval und zeigen eine schwach färbbare Außenzone, im Innern ein deutliches Karyosom. Eine starke Kernmembran ist vorhanden. Ein „Centrosom“ sitzt nach Kofoid und Christiansen am oberen Rand der Membran. Durch ihn geht eine Fibrille, ein Rhizoplast, vom Karyosom zum Blepharoplast am oberen Ende des Achsenstabes.

Hinter den Kernen liegt dorsal vom Achsenstab eine paarige, stark färbbare Masse. Diese ist bei älteren Tieren stärker entwickelt und soll mit den Stoffwechselvorgängen sich verändern. Sie wird als ein Parabasalapparat angesehen.

Eine kontraktile Vakuole fehlt, ebenso fehlt ein Mund. Die Ernährung erfolgt wohl auf saprosmischem Wege.

Die Länge der Tiere ist 10—25 μ, die Breite 5—15 μ. Dabei sind die untereinander etwa gleich langen Geißeln 9—14 μ lang.

Teilung in freiem Zustand war früher nicht beobachtet worden; ihr Vorkommen wurde daher bezweifelt, was in einem Widerspruch mit der Annahme krankheitserregender Wirkungen stand; denn wie sollte ein Protozoon einen Wirt schädigen können, ohne sich in ihm zu vermehren? Neuerdings haben denn auch Kofoid und Christiansen die Vermehrungsstadien gefunden. Es kommt Zwei- und Mehrteilung in freiem Zustand vor. Die Mehrteilung führt zur Bildung von 8-kernigen oder 16-kernigen Gebilden, welche dann 4 oder 8 Sprößlinge liefern.

Die Teilung beginnt mit derjenigen der Blepharoplasten, worauf eine Längsspaltung des Achsenstabes einsetzt. Dann teilt sich das „Centrosom“ an der Kernmembran und bildet einen der erhalten bleibenden Kernmembran anliegenden Strang, die Paradesmose. Die Mitose des Kerns verläuft ähnlich wie bei den Poly- und Hypermastiginen. Es treten im Innern der Kernmembran 8 färbbare Körner auf, deren Entstehung Kofoid und Christiansen auf das Karyosom zurückführen. Sie fassen diese Bildungen als vorzeitig geteilte Chromosomen auf, da deren nur 4 in jeder Tochterplatte zu zählen sind. Diese wandern an einer intranukleären Spindel zu den Polen, worauf die Kernteilung durch Einschnürung der Kernmembran vollendet wird.

Die Körperteilung erfolgt als Längsteilung oft lange nach der Kernteilung. Bei der Mehrfachteilung erhält jeder Sprößling seine

vollkommene Ausrüstung mit Achsenstab, Fibrillen usw. Selten kommen 16-kernige Individuen vor, deren Zellapparate nicht vermehrt sind. Das weitere Schicksal solcher Formen ist nicht bekannt.

Dauercysten von Lamblia sind schon lange bekannt, und da sie eine derbe Hülle besitzen, wurden sie als die Vermittler der Infektion angesehen. Da in ihnen oft eine Verdoppelung der Kerne und übrigen Zellorgane beobachtet wurde, nahm man an, daß sie gleichzeitig der Vermehrung dienten. Sie werden oft in großer Zahl mit dem Kot entleert.

Schaudinn glaubte die Entstehung der vierkernigen Cysten auf Kopulation zweier Individuen zurückführen zu dürfen; andere Untersucher sahen in ihnen Autogamiecysten.

Kofoid und Christiansen lehnen alle diese Annahmen ab; sie beobachteten in den vielen von ihnen untersuchten Fällen keine Hinweise auf geschlechtliche Prozesse. Allerdings geben sie an, in aneinandergelagerten oder gemeinsam encystierten Paaren an beiden Kernen inäquale, an Reifungserscheinungen erinnernde Teilungen ge-

Fig. 640.

Fig. 641 A und B.

Fig. 640. Lamblia intestinalis (Lambl). Habitusbild nach gefärbtem Präparat. (Nach Metzner.)

Fig. 641 A und B. Teilungscysten von Lamblia. (Nach Bohne und v. Prowazek.)

sehen zu haben. Doch halten sie diese für Degenerationsvorgänge. Definitiv aufgeklärt scheint diese Frage nach der vorläufigen Mitteilung noch nicht zu sein.

Mit den Cysten, welche oval sind und 10 μ Länge und 7 μ Breite erreichen, gelang es nach Angabe früherer Autoren, Menschen, Meerschweinchen, Kaninchen und Mäuse zu infizieren. In manchen Gegenden sollen Dauercysten von Lamblia, die wohl mit den Fäkalien infizierter Tiere dorthin gelangt waren, im Trinkwasser und auf Pflanzenteilen gefunden worden sein, was für die Infektion des Menschen von Bedeutung sein muß.

Lamblia intestinalis ist in Italien in Mus musculus, M. rattus, M. decumans, M. silvestris, Arvicola arvensis, im Haushund, der Hauskatze, dem Schaf und Kaninchen, in Deutschland in M. decumanus, Arvicola arvensis und A. amphibius nachgewiesen worden. In Deutschland, Italien, Rußland, Schweden, Aegypten und Nordamerika ist Lamblia auch beim Menschen gefunden worden; sie scheint bei Mensch und Tieren ein sehr häufiger Parasit zu sein. Lambl hat sie 1859 zuerst in Prag im Darm von Kindern entdeckt, die an schleimiger Diarrhöe erkrankt waren. In

Tonkin kommt sie nach Noc bei 50 Proz. der Bevölkerung vor. Aus den Angaben der verschiedenen Autoren geht hervor, daß in den verschiedenen Wirten kleine Formverschiedenheiten der Lamblien beobachtet wurden, von denen es nicht sicher ist, ob sie auf Einwirkung der Umwelt oder auf das Vorkommen verschiedener Arten zurückzuführen sind. Ich füge hier Abbildungen von Lamblien aus Mensch, Maus und Kaninchen bei, welche einer Untersuchung von Bensen entnommen sind. Dieser Autor gibt an, daß die Unterschiede in Habitus, Dimensionen und in der Beschaffenheit einer im hinteren Körperdrittel gelegenen chromatischen Masse (Fig. 642) bei jedem dieser drei Wirte konstant seien. Er unterscheidet daher von der Lamblia intestinalis des Menschen L. muris Bens. aus der Maus und L. cuniculi Bens. aus dem Kaninchen.

Kofoid und Christiansen, welche wohl die ausgedehnteste Untersuchung über die Gattung gemacht haben, sind der Ansicht, daß

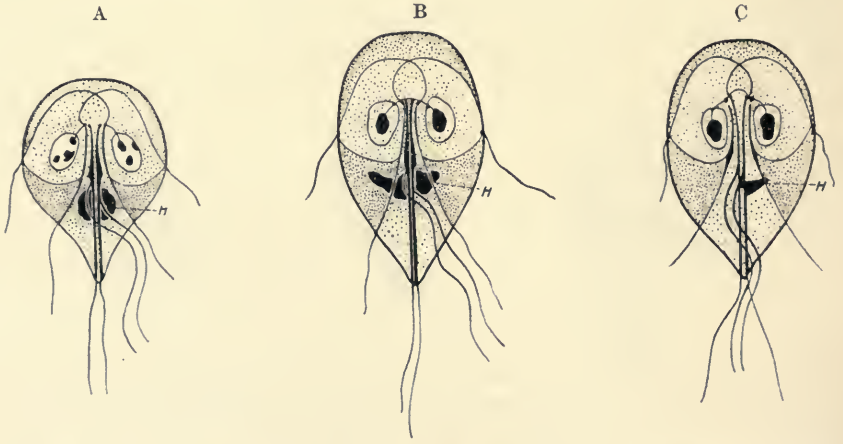



Fig. 642 A—C. A Lamblia muris Bensen. B Lamblia intestinalis (Lambl). C Lamblia cunieuli Bensen. *H* die chromatische Masse. (Nach Bensen.)

sich eine Anzahl Arten gut unterscheiden lassen, und zwar nach Gestalt, Größe, Maßverhältnissen, relativer Größe und Gestalt der Sauggrube und deren Lageverhältnis zum Körperrand, ferner in Größe, Form und Lage der Parabasalkörper, Färbbarkeit und Verhältnis zum Wirt. Sie unterscheiden bisher 6 Arten: L. agilis Alexeieff aus Kaulquappen, L. sanguinis Gonder aus dem südafrikanischen Falken Elanus coeruleus (gefunden auffallenderweise in dessen Herzblut), L. duodenalis Davaine aus dem europäischen Kaninchen, L. muris Grassi aus der Hausmaus, Epimys, Arvicola (?) und Peromyscus, L. microti Kof. u. Chr. aus Microtus in Kalifornien und schließlich den weitverbreiteten Menschenparasiten Lamblia intestinalis (Lambl).

In allen seinen Wirten bewohnt der Parasit das Duodenum und den oberen Teil des Jejunum, seltener andere Teile des Dünndarms; normalerweise findet man im Dickdarm (nach Perroncito) nur die Cysten, welche mit den Faeces entleert werden. Bei Diarrhöen findet man jedoch auch die freien Tiere in den Entleerungen.

Dieselben bewegen sich mit Hilfe ihrer Geißeln ziemlich behende, ohne dabei zu rotieren. Im Darm jedoch pflegen sie sich nicht zu

bewegen, sondern sie sitzen mit ihrer Sauggrube an dem gewölbten freien Ende der Epithelzellen der Darmzotten angesaugt (Fig. 638 C u. D). Sie umfassen mit dem kontraktilen Rande der Sauggrube das gewölbte Ende der Epithelzelle, indem sie gleichzeitig den übrigen Körper steil aufrichten.

Obgleich auf große Strecken fast jede Zelle des Darmepithels einen solchen Gast besitzen kann, üben die Lamblien dennoch meist keinen auffallenden schädlichen Einfluß auf ihren Wirt aus. Der von ihnen bewohnte Darm sieht vollkommen normal aus. Daß sie gerade bei Diarrhöen oft gefunden werden, erklärt sich nach dem oben Gesagten aus dem Umstand, daß sie bei erhöhter Peristaltik losgerissen werden. In normalen Faeces sind sehr häufig Cysten nachzuweisen, ohne daß der Wirt irgendwelche Krankheitserscheinungen zeigte. Grassi infizierte sich selbst mit Lamblia, ohne daß im Anschluß an die Infektion krankhafte Erscheinungen zur Beobachtung gelangt wären.

Immerhin scheint bei entzündlichen Prozessen, ähnlich wie Trichomonas, so auch Lamblia sich gelegentlich stark zu vermehren. So findet sie sich bei Diarrhöen, bei Magencarcinom und anderen Magenkrankheiten, auch im Magen, wenn dessen Inhalt alkalisch reagiert. Sie scheint nach neueren Erfahrungen bei sehr massenhafter Vermehrung Diarrhöen und dysenterieartige Erscheinungen zu verursachen (s. Bohne und Prowazek, Arch. f. Protistenk. Vol. 12. 1908. p. 1). In Ostasien wird sie bei dysenterischen Erkrankungen auffallend oft gefunden. Neuerdings mehrt sich sogar die Anzahl der Fälle von besonders hartnäckigen Diarrhöen, vor allem auch bei Kindern, in denen außer Lamblien keine anderen Mikroorganismen gefunden werden konnten.

Kofoid und Christiansen haben angegeben, daß Lamblia muris und microti bei jungen Mäusen eine deutliche Enteritis hervorrufen. Genauere Belege hierfür sind bisher (Ende 1915) noch nicht veröffentlicht.

## V. Ordnung.

## Cystoflagellata (Haeckel).

Die kleine Gruppe der Cystoflagellaten besteht aus wenigen Gattungen und Arten. Es sind dies Formen mit reichlicher Gallerteinlagerung in den von einer kräftigen Pellicula umschlossenen Körper. Ihr Fortbewegungsorganell ist eine in der Mitte des Körpers gelegene Geißel, bei mehreren der Formen dienen der Lokomotion aber hauptsächlich rhythmische Kontraktionen des Körpers.

Sie sind alle ohne Chromatophoren und ernähren sich holozoisch. Im übrigen sind sie morphologisch ziemlich verschieden, und nur von Noctiluca ist die Fortpflanzung bekannt.

Die systematische Stellung dieser Ordnung ist noch nicht klar erkannt. Man hat vielfach, auch wegen der äußerlichen Aehnlichkeit der Schwärmer von Noctiluca mit solchen an die Verwandtschaft mit Dinoflagellaten gedacht. Vorläufig liegen keine einleuchtenden Beweise für eine solche Annahme vor. Auch ein Vergleich mit Erythropsis (vgl. S. 433 u. 434) ist schon mehrfach angeregt worden. Doch müssen wir manche der Charaktere der Cystoflagellaten für Anpassungen an die planktonische Lebensweise halten und eine nähere Er-

örterung der Verwandtschaftsverhältnisse wird erst möglich sein, wenn Bau und Fortpflanzungsweise der hierher gerechneten Formen genauer erforscht sein wird. Jedenfalls handelt es sich um Formen mit ausgesprochen tierischen Anpassungen. Als Reservestoff ist bei Noctiluca fettes Oel nachgewiesen, welches die Ursache der Phosphoreszenz ist (vgl. S. 643).

Noctiluca Suriray (N. miliaris Sur., Fig. 121, Fig. 128, S. 121 und Fig. 189, S. 182). Der kugelförmige Körper von 1—1,5 mm Durchmesser besteht zum großen Teil aus einer klaren gallertigen Substanz, welche von den Strängen des Protoplasmas umschlossen wird. Das letztere ist von der Pellicula nach außen abgegrenzt und ist an dem beim schwimmenden Tier nach oben gerichteten Pol zum Zentralplasma angesammelt, in welchem der bläschenförmige Kern ein-

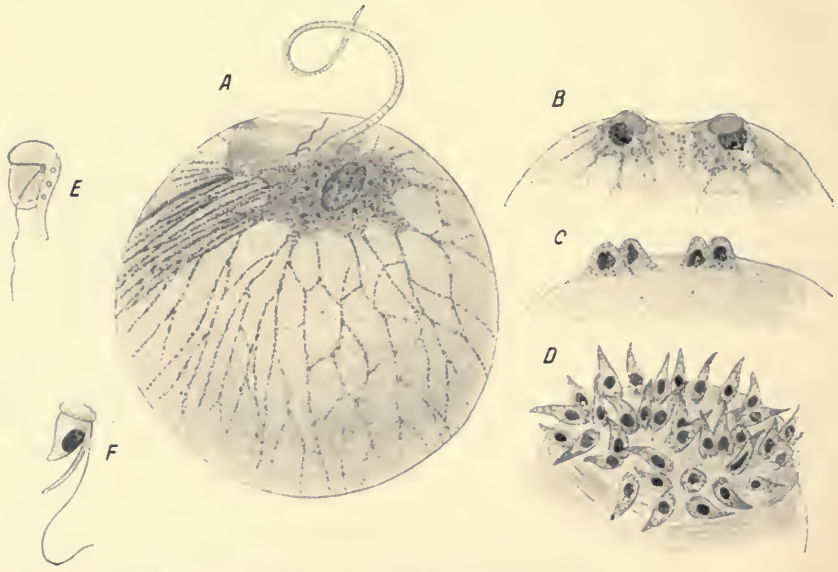



Fig. 643 A—F. Noctiluca miliaris Sur. A Gewöhnliches (agames) Individuum (Orig.). B—D Stadium der Schwärmerbildung, nur der obere Pol abgebildet. (Nach Doflein.) E, F Freigewordene Schwärmer. (Nach Pouchet und Bütschli.)

gelagert ist. Von dem Zentralplasma strahlen die Plasmastränge aus, welche zur Körperwand ziehen, sich in ihrem Verlauf aber verästeln und reichlich anastomosieren, so daß die Struktur des Zellleibes oft schaumig erscheint. In das Zentralplasma ist das Peristom eingesenkt, an dessen Grund die spaltförmige Mundöffnung sich befindet. Neben der Mundöffnung im Vorderende des Peristoms entspringt die sogenannte Bandgeißel, ein tentakelartiges Organ mit quergestreiftem Bau, welches langsam hin und her schwingt. Neben der Mundöffnung an der Peristomwand eigenartige Fortsätze: „Zahn“ und „Lippe“. An der Seite der letzteren die kleine Geißel, welche nur schwache Bewegungen ausführt. Sie dient wahrscheinlich nur der Nahrungsaufnahme. Noctiluca ist ein gefräßiges Tier, welches Protozoen, Diatomeen etc., selbst kleine Metazoen, Copepoden, Larven etc. frißt.

Die agame Vermehrung findet durch Längsteilung statt. Außerdem ist Schwärmerbildung bekannt. Von dieser ist es noch nicht untersucht, ob sie als agame multiple Vermehrung oder als Gametenbildung zu betrachten ist. Meist wird für Noctiluca Kopulation angegeben, bei welcher eine wechselseitige Kernbefruchtung stattfinden soll. Diese Annahme beruht auf irrtümlicher Deutung der Teilungsbilder. Doch scheint mir jetzt auch unsicher, ob die von mir beobachtete vollkommene Verschmelzung zweier Tiere und ihrer Kerne eine isogame Kopulation darstellt und nicht vielmehr Plasmogamie. Die bei der multiplen Schwärmerbildung entstehenden Individuen bilden sich durch sukzessive Teilungen aus dem mit dem Zentralplasma zusammengezogenen Körperplasma, welches am oberen Pol des Tieres eine Scheibe bildet und in zahlreiche kleine Fortsätze zerklüftet wird. Jeder derselben ergibt einen der kleinen, einkernigen, eingeißeligen Schwärmer, deren 256 bis 512 entstehen können. Diese lösen sich

Fig. 644.

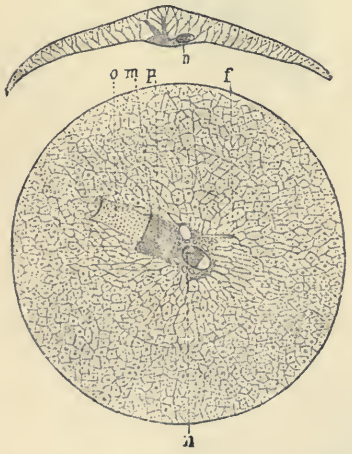



Fig. 645.

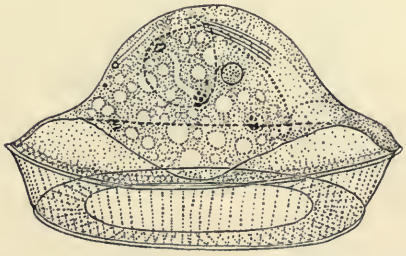


Fig. 644. Leptodiscus medusoides. Auf dem optischen Durchschnitt und von der Fläche gesehen. *f* Geißel, *m* Mundöffnung, *n* Kern, *o* Zuleitung zum Mund, *p* Protoplasmastrang. (Nach Hertwig.)

Fig. 645. Craspedotella pileolus Kof. (Nach Kofoid.)

los und schwärmen in einer Gestalt, welche sehr an Dinoflagellaten erinnert, davon. Ihr weiteres Schicksal ist unbekannt. Sehr eigenartig ist die Kernteilung, bei welcher eine aus einer Sphäre sich entwickelnde extranukleäre Spindel als Teilungsapparat funktioniert (Fig. 189, S. 182).

N. miliaris ist in allen Meeren verbreitet. Sie kommt bisweilen in solchen Massen vor, daß bei Tage das Wasser eine rötliche Farbe durch sie bekommt, während es bei Nacht in der herrlichsten Phosphoreszenz erstrahlt (vgl. S. 121).

Leptodiscus R. Hertwig (Leptodiscus medusoides R. Hertwig, Fig. 644) erinnert in der Form und glashellen Durchsichtigkeit des Körpers vollkommen an eine kleine Meduse. Die Tiere erreichen 1 bis 1,5 mm im Durchmesser. Der Körper gleicht einer kreisförmigen, schwach gewölbten Schale, an deren höchstem Punkt das Zentralplasma liegt, von dem ebenfalls Stränge ausgehen, welche ein viel dichteres Netz als bei Noctilula erzeugen. Im Zentralplasma liegt der Kern. Der Mund befindet sich seitlich vom Zentralplasma, an der entgegengesetzten Seite erstreckt sich ein feiner Kanal, an dessen Ende die

Geißel sitzt. Die Schwimmbewegungen der Tiere sind durch zarte, an der konkaven Seite des Körpers verlaufende Myoneme vermittelt und bestehen in rhythmischem Zusammenklappen des Körpers ähnlich wie bei den Medusen. Fortpflanzung unbekannt. Mittelmeer.

Noch ähnlicher einer Meduse ist Craspedotella pileolus Kofoid (Fig. 645) von der kalifornischen Küste, dessen Körper hochgewölbt ist und eine velumartige Lamelle besitzt.

Radiozoum lobatum wurde von Mingazzini im Mittelmeer gefunden und für ein Cystoflagellat gehalten, ist aber noch nicht genügend untersucht, um über die systematische Stellung ein definitives Urteil zu gestatten.

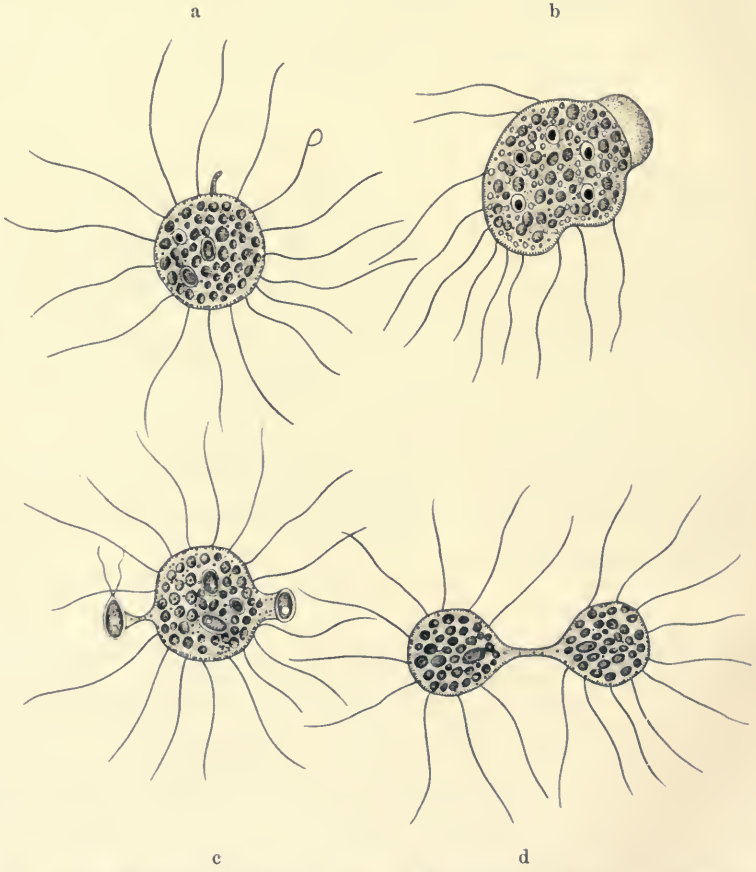



Fig. 646. Multicilia lacustris Lauterb. a Normales Individuum. b Pseudopodienbildung. c Ergreifen von Chlamydomonaden mit Pseudopodien. d Teilung. Vergr. 500. (Nach Lauterborn.)

## Anhang.

## Ciliatenähnliche Flagellaten.

Während die Hypermastiginen einen extremen Flagellatentypus darstellen, gibt es einige Formen unter den Mastigophoren, bei denen man mit größerem Recht an Beziehungen zu den Ciliophoren, den

geißeltragenden Infusorien gedacht hat. Wegen ihrer großen theoretischen Bedeutung seien sie hier kurz besprochen.

### 1. Familie: **Holomastigidae** Senn.

Diese Familie besteht nur aus der Gattung Multicilia Cienkowski mit einer marinen (M. marina Cienk.) und einer Süßwasserart (M. lacustris Lauterb., Fig. 646). Es sind nackte Formen mit geringer amöboider Beweglichkeit, kugeliger Körpergestalt und einem Kleid von Geißeln, welche in großer Zahl (40—50) nach allen Seiten ausstrahlen und $1^1/_2$—2mal so lang sind, wie der Durchmesser des Körpers. Durchmesser 20—40 μ. M. marina ist einkernig, M. lacustris vielkernig. Mundöffnung ist keine vorhanden, die Aufnahme geformter Nahrung erfolgt unter Pseudopodienbildung (Fig. 646 c). Im körnigen Protoplasma oft zahlreiche Nahrungsvakuolen. Ebenso sind zahlreiche pulsierende Vakuolen an der Oberfläche erkennbar. Defäkation an beliebigen Stellen der Oberfläche. Zweiteilung beobachtet. Beide Arten freischwimmend unter rotierender Bewegung.

Diese noch wenig erforschten Formen werden vielfach als Ausgangsformen für alle möglichen Gruppen von Protozoen angesehen, vor allem wegen der Vielheit und Gleichmäßigkeit ihrer Geißeln als Uebergang zu Ciliophoren. Die ganze primitive Organisation der Multiciliaarten, die Länge und Schlaffheit der Geißeln scheinen mir nicht recht für eine solche Uebergangsstellung zu sprechen. Doch stehen sie vorläufig ganz isoliert da, und ein näherer Anschluß an eine der bestehenden Flagellatengruppen ist nicht ersichtlich.

1881 Cienkowski, Bericht über Exkursionen ins Weiße Meer. In: Arb. St. Petersburger Nat. Ges. Vol. 12.
1895 Lauterborn, R., Protozoenstudien. III. Ueber eine Süßwasserart der Gattung Multicilia (M. lacustris n. sp.) und deren systematische Stellung. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 60. p. 236.

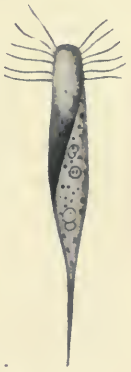


Fig. 647. Spironema multiciliatum Klebs. Vergr. 2000. (Nach Klebs.)

### 2. Familie: **Spironemidae** nov. fam.

Eine einzige Form Spironema multiciliatum wurde bisher von Klebs im Süßwasser (Teichen) beobachtet, welche auch noch zu wenig erforscht ist, um die vermutete Verwandtschaft mit Ciliophoren näher begründen zu können (Fig. 647). Klebs behandelt die Form gemeinsam mit den Distomatinen, mit denen sie vielleicht einige Merkmale gemeinsam hat. Doch wird sich nicht eher etwas Bestimmtes über ihre Verwandtschaftsbeziehungen aussagen lassen, ehe nicht der innere Bau erforscht ist.

Kleine lanzettliche Form, etwas abgeplattet und am Hinterende in einen Schwanzfaden auslaufend. Die Art erreicht 14—18 μ Länge, 2—9 μ Breite. Zwei spiralige Furchen verlaufen zu beiden Seiten des Körpers von vorn nach hinten, in denen Klebs die Mundstellen vermutet. Geformte Nahrung scheint hier aufgenommen zu werden; daneben wird saprosmische Ernährung vermutet. Am Hinterende befindet sich eine kontraktile Vakuole. Besonders eigenartig ist die Begeißelung, welche aus je einer Reihe feiner Geißeln längs der

Spiralfurchen besteht. Sie sind relativ kurz, sehen wie Cilien aus, bewegen sich aber ziemlich unabhängig voneinander, wie Geißeln. Das Geißelkleid setzt sich bei manchen Individuen bis fast zum Hinterende fort. Kern, innerer Bau, Fortpflanzung und Dauerzustände noch unbekannt. Schwerfällig sich bewegend; das Schwanzende ist starr, mit ihm setzt sich Spironema bisweilen fest.

1892 Klebs, W., Flagellatenstudien. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 55. p. 350.

Außerdem sind als Uebergangsformen zu Ciliophoren einige wahrscheinlich echte Ciliaten angesehen worden, welche außer dem für letztere charakteristischen Wimperkleid noch eine oder zwei Geißeln aufweisen, z. B. Trichonema. Auch sie sind noch nicht genügend untersucht.

## Allgemeine Literatur über Mastigophoren.

### Schriften über sämtliche Mastigophoren oder große Gruppen derselben.


562. **Blochmann, F.,** *Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. I. Abt. 2. Aufl. Hamburg 1895.*

563. **Bütschli, O.,** *Mastigophora. In: Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Vol. 1. II. Abt. 1883—87.*

564. **Hofer, B.,** *Handbuch der Fischkrankheiten. Stuttgart, Nägele, 1904.*

565. **Kent, S.,** *A manual of the Infusoria. 2 Vol. London 1880—82.*

566. **Klebs, G.,** *Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. In: Unters. bot. Inst. Tübingen. Vol. 1. 1883. p. 233.*

567. — *Flagellatenstudien. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 55. 1893. p. 265.*

568. **Oltmans, J.,** *Morphologie und Biologie der Algen. 2 Vol. Jena 1904—05.*

568a. **Pascher, A.,** *und Mitarbeiter, Süßwasserflora Deutschlands. Heft 1, 2 u. 3. Jena 1913 u. 1914.*

569. **Prowazek, S. v.,** *Flagellatenstudien. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 2. 1903. p. 195.*

570. **Senn, G.,** *Flagellaten. In: Engler u. Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien. Vol. 1. Abt. 1a. 1900. p. 93.*

571. **Senn, G.,** *Oxyrrhis, Nephroselmis und einige Enflagellaten, nebst Bemerkungen über deren System. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 97. 1911. p. 605.*

572. **Stein, F.,** *Der Organismus der Infusionstiere. III. Abt. Der Organismus der Flagellaten oder Geißelinfusorien. 1. u. 2. Hälfte. Leipzig 1878 u. 1883.*


## A. Phytomastigina.

### 1. Schriften über Chrysomonadina.


573. **Brunnthaler, J.,** *Die koloniebildenden Dinobryon-Arten. In: Verh. k. k. Zool.-bot. Ges. Wien. Vol. 51. 1902. p. 293.*

574. **Conrad, W.,** *Contributions à l'étude des Flagellates. I. 1. Stades amiboïdes et palmellaires chez Mallomonas mirabilis n. sp., avec un court aperçu sur la multiplication des Chrysomonadines. 2. Mallomonas calva Massart n. sp. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 34. 1914. p. 79—94.*

574a. **Doflein, F.,** *Rhizochrysis. In: Zool. Anz. Vol. 47. 1916.*

575. **Hofeneder, H.,** *Ueber eine neue kolonienbildende Chrysomonadine. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 29. 1913. p. 293.*

576. **Iwanoff, L.,** *Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und System. der Chrysomonadinen. In: Bull. Ac. Imp. St. Pétersbourg. Sér. 11. 1899. p. 247.*

577. **Klebs, G.,** *Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. In: Unters. bot. Inst. Tübingen. Vol. 1. 1883. p. 233.*

578. — *Flagellatenstudien. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 55. 1893. p. 265.*

579. **Lauterborn, R.,** *Protozoenstudien. IV. Flagellaten aus dem Gebiet des Oberrheins. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 65. 1899. p. 370.*

580. — *Pseudopodien bei Chrysopyxis. In: Zool. Anz. Vol. 38. 1911. No. 2.*

581. **Lohmann, H.,** *Die Coccolithophoridae, eine Monographie der Coccolithen bildenden Flagellaten. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 1. 1902. p. 89.*

582. — *Ueber Coccolithophoriden. In: Verhdl. d. Deutsch. Zool. Ges. auf d. 23. Jahresversamml. zu Bremen. 1913.*

583. **Meyer, Hans,** *Unters. über einige Flagellaten. In: Rev. Suisse de Zool. Vol. 5. 1897. p. 43. Auch Dissertation Basel.*

584. **Oltmans, J.,** *Morphologie und Biologie der Algen. 2 Vol. Jena 1904—05.*
585. **Pascher, A.,** *Einige neue Chrysomonaden. In: Ber. Deutsch. Bot. Ges. Vol. 27. 1909. H. 5.*
586. — *Ueber einige Fälle vorübergehender Koloniebildung bei Flagellaten. Ibid. Vol. 28. 1910. H. 7.*
587. — *Ueber einige Fälle vorübergehender Koloniebildung bei Flagellaten. Ibid. Vol. 28. 1910. H. 7.*
588. — *Ueber einige Fälle vorübergehender Koloniebildung bei Flagellaten. Ibid. Vol. 28. 1910. H. 7. p. 339—350.*
589. — *Der Großteich bei Hirschberg in Nordböhmen. I. Chrysomonaden. In: Monogr. u. Abhandl. z. intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie. Vol. 1. 1910.*
590. — *Cyrtophora, eine neue tentakeltragende Chrysomonade aus Franzensbad und ihre Verwandten. In: Ber. Deutsch. Bot. Ges. Vol. 29. 1911. H. 3.*
591. — *Eine farblose, rhizopodiale Chrysomonade. Ibid. Vol. 30. 1912. H. 4.*
592. — *Ueber Rhizopoden und Palmellastadien bei Flagellaten (Chrysomonaden), nebst einer Uebersicht über die braunen Flagellaten. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 25. 1912.*
593. — *Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten. Ibid. Vol. 36. 1915. p. 51. Einleitung und 1. Teil.*
594. **Scherffel, A.,** *Kleiner Beitrag zur Phylogenie einiger Gruppen niederer Organismen. In: Bot. Zeit. 1901. H. 8.*
595. — *Notizen zur Kenntnis der Chrysomonadinae. In: Ber. Deutsch. Bot. Ges. Vol. 22. 1904. H. 8.*
596. — *Beiträge zur Kenntnis der Chrysomonadinen. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 22. 1911. H. 3. p. 299—344.*
597. **Senn, G.,** *Oxyrrhis, Nephroselmis und einige Euflagellaten, nebst Bemerkungen über deren System. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 97. 1911. p. 605.*
598. **Stein, F.,** *Der Organismus der Infusionstiere. III. Abt. Der Organismus der Flagellaten oder Geißelinfusorien. 1. u. 2. Hälfte. Leipzig 1878 u. 1883.*
599. *Ueber Silicoflagellaten s.* **Borgert, A.,** *Ueber die Dictyochiden. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 51. 1891. p. 629.*

### 2. Schriften über Cryptomonadina.

600. **Correns, C.,** *Ueber eine neue braune Süßwasseralge, Naegeliella flagellifera nov. gen. et spec. In: Ber. Deutsch. Bot. Ges. Vol. 10. 1892. H. 10.*
601. **Dangeard, P.,** *Recherches sur les Cryptomonadinae et les Euglenae. In: Le Botaniste. 1889. Vol. 1. p. 1.*
602. **Fisch, C.,** *Untersuchungen über einige Flagellaten und verwandte Organismen. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 42. 1885. p. 47.*
603. **Uhlehla, Vl.,** *Die Stellung der Gattung Cyathomonas Prow. im System der Flagellaten. In: Ber. Deutsch. Bot. Ges. Vol. 29. 1911. H. 5.*
604. **Pascher, A.,** *Braune Flagellaten mit seitlichen Geißeln. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 9. H. 2.*
605. — *Zwei braune Flagellaten. In: Ber. Deutsch. Bot. Ges. Vol. 29. 1911. H. 4.*
606. — *Ueber die Beziehungen der Cryptomonaden zu den Algen. Ibid. Vol. 29. 1911. H. 4.*
607. **Schaudinn, F.,** *vgl. No. 91. S. 139.*
608. **Scherffel, A.,** *Zwei neue, trichocystenartige Bildungen führende Flagellaten. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 27. 1912. p. 94.*
609. **Winter, F.,** *vgl. No. 93. S. 139. Dort auch weitere Literatur über symbiotische Formen.*

### 3. Schriften über Dinoflagellata.

610. **Apstein, C.,** *Knospung bei Ceratium tripos var. subsalsa. In: Internat. Revue der ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Vol. 3. 1910. p. 34.*
611. **Bergh, R. S.,** *Der Organismus der Cilioflagellaten. In: Morph. Jahrb. Vol. 7. 1882. p. 178.*
612. **Borgert, A.,** *Kern- und Zellteilung bei marinen Ceratium-Arten. In: Arch f. Protistenk. Vol. 20. 1910. p. 1.*
613. **Bütschli, O.,** *Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der Cilioflagellaten und der Noctiluca. In: Morph. Jahrb. Vol. 10. 1885. p. 529.*
614. **Caullery, M.,** *Ellobiopsis Chattoni, parasite de Calanus helgolandicus, appartenant probablement aux Péridiniens. In: Bull. Sci. France et Belgique. Sér. 7. Vol. 44. 1910. p. 201.*

615. **Chatton, E.,** *Les Blastodinides, ordre nouveau de Dinoflagellés parasites. In: C. R. Ac. Sci. Paris. Vol. 143. 1906. p. 981.*
616. *— Nouvel aperçu sur les Blastodinides (Apodinium mycetoides n. g. n. sp.). Ibid. Vol. 144. 1907. p. 238.*
617. *— Paradinium Poucheti flagellé parasite d'Acartia Clausi. In: C. R. Soc. Biol. Vol. 69. 1910. p. 341.*
618. *— Sur l'existence de Dinoflagellés parasites coelomiques. Les Syndinium chez les Copépodes pélagiques. In: C. R. Ac. Sci. Paris. 1910.*
619. **Dangeard, M.,** *La nutrition animale des Péridiniens. In: Le Botaniste. Vol. 3. 1892. p. 6.*
620. **Dogiel, V.,** *Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. In: Mitt. Zool. Stat. Neapel. Vol. 18. 1906. p. 1.*
621. **Entz, G.,** *Ueber die Organisationsverh. einiger Peridineen. In: Math. u. Naturw. Abh. aus Ungarn. Vol. 25. 1907. (1909). p. 246.*
621a. *— Ueber die Organisationsverhältnisse einiger Peridineen. Ibid. Vol. 25. 1907. II. 4.*
622. *— Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. Ibid. Vol. 30. 1910 p. 96.*
623. **Fauré-Fremiet, Em.,** *Sur l'Erythropsis agilis R. Hertwig. In: C. R. Acad. Sc. Paris. Vol. 157. 1913/14. p. 1019—1022.*
624. **Joltos, V.,** *Dinoflagellatenstudien. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 19. 1910. p. 178.*
625. **Jörgensen, E.,** *Die Ceratien. Eine kurze Monographie. In: Internat. Revue der ges. Hydrobiologie. Biol. Suppl. Ser. 2 zu Vol. 4. 1911. p. 1.*
626. **Klebs, G.,** *Ueber die Organisation der Flagellatengruppen. In: Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen. Vol. 1. 1883. p. 233.*
627. *— Ueber Flagellaten- und Algen-ähnliche Peridineen. In: Verh. Nat.-med. Ver. Heidelberg. N. F. Vol. 11. 1912. p. 369.*
628. **Kofoid, C. A.,** *On the significance of the asymmetry of the Dinoflagellata. In: Univ. California Public. Zoology. Vol. 3. No. 8. 1906. p. 127.*
629. *— Exuviation, Anatomy and Regeneration in Ceratium. Ibid. Vol. 4. 1908. p. 345.*
630. *— New Species of Dinoflagellata. In: Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard. Vol. 50. 1907. p. 163, und weitere Schriften dieses Autors.*
631. *On Peridinium Steini Jörg. with a note on the nomenclature of the skeleton of the Peridinidae. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 16. 1909. p. 25.*
632. *— The structure and systematic position of Polykrikos Bütschli. In: Zool. Anz. Vol. 31. 1907. p. 291.*
633. **Küster, E.,** *Eine kultivierbare Peridinee. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 11. 1908.*
634. **Lauterborn, R.,** *Protozoenstudien. 1. Kern- und Zellenteilung von Ceratium hirundinella. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 59. 1895. p. 167.*
635. **Pascher, A.,** *Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten. II. Ueber eine neue Amöbe — Dinamoeba varians — mit dinoflagellatenartigen Schwärmern. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 36. 1915. p. 118.*
636. **Plate, L.,** *Pyrodinium bahamense n. g. n. sp. Die Leuchtperidinee des Feuersees von Nassau, Bahamas. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 7. 1906. p. 411.*
637. **Pouchet, G.,** *Sur l'évolution des Péridiniens et les particularités qui les rapprochent des Noctiluques. In: C. R. Acad. Sci. Paris. Vol. 95. 1882. p. 794.*
638. *— Contribution à l'histoire des Cilioflagellés. In: Journ. Anat. Physiol. Paris. Vol. 19. 1883. p. 399.*
639. *— Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens marins. Ibid. Vol. 21. 1885. p. 28.*
640. *— Quatrième contribution à l'histoire des Périd. Ibid. Vol. 23. 1887. p. 87.*
641. *— Cinquième contribution à l'histoire des Périd. Ibid. Vol. 28. 1892. p. 143.*
642. *— Sur l'œil des Péridiniens. In: C. R. Soc. Biol. Paris. (7) Vol. 3. 1886. p. 223.*
643. **Schilling, A.,** *Untersuchung über die tierische Lebensweise einiger Peridineen. In: Ber. Deutsch. Bot. Ges. Vol. 9. 1891. p. 199.*
643a. *— Untersuchungen über die tierische Lebensweise einiger Peridineen. Ibid. Vol. 9. 1891. H. 7.*
644. *— Die Süßwasserperidineen. In: Flora. 1891. p. 220.*
645. **Schütt, F.,** *Ueber die Sporenbildung mariner Peridineen. In: Ber. Deutsch. Bot. Ges. Vol. 5. 1887. p. 364.*
646. *— Ueber Peridineenfarbstoffe. Ibid. Vol. 8. 1890. p. 9.*
647. *— Ueber Organisationsverhältnisse des Plasmaleibs der Peridineen. In: Sitz.-Ber. Akad. Berlin. 1892. p. 377.*
648. *— Die Peridineen der Planktonexpedition. Kiel und Leipzig 1895.*
649. *— Peridiniales. In: Engler u. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. I. Teil. 1. Abt. C. 1896.*

650. **Sharp, R. G.,** *Diplodinium ecaudatum with an account of its neuromotor apparatus. In: Univ. California Public. Zool. Vol. 13. 1914. p. 43—122.*
651. **Stein, F.,** *Der Organismus der Infusionstiere. 3. Abt. 2. Hälfte. Leipzig 1883.*
652. **Zederbauer, E.,** *Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von Ceratium hirundinella. In: Ber. Deutsch. Bot. Ges. Vol. 22. 1904. p. 1.*

### 4. Schriften über Euglenoidina.

653. **Alexeieff, A.,** *Haplomitose chez les Eugléniens et dans d'autres groupes de Protozoaires. In: C. R. Soc. Biol. Vol. 71. 1911. p. 614.*
654. **Berliner, E.,** *Flagellatenstudien. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 15. 1909. H. 3.*
655. **Blochmann, R.,** *Ueber die Kernteilung bei Euglena. In: Biol. Centralbl. Vol. 14. 1894. p. 194.*
656. **Bütschli** *vgl. No. 563 S. 638.*
657. **Dangeard, P. A.,** *Recherches sur les Eugléniens. In: Le Botaniste. 1901. p. 97.*
658. **Dobell, C. C.,** *The structure and life-history of Copromonas subtilis nov. gen. et nov. spec. a Contribution to our knowledge of the Flagellata. In: Quart. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 52. 1908. p. 75—120.*
659. **Haase, G.,** *Studien über Euglena sanguinea. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 20. 1910. p. 47.*
660. **Hamburger, A.,** *Studien über Euglena Ehrenbergii, insbesondere über die Körperhülle. In: Sitzber. Heidelberg. Akad. Wiss. Math.-Nat. Kl. 1911. 4. Abh.*
661. **Keuten, J.,** *Die Kernteilung von Euglena viridis Ehrbg. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 60. 1895. p. 215.*
662. **Klebs** *vgl. No. 566 f. u. 567 S. 638.*
663. **Senn** *vgl. No. 570 S. 638.*
664. **Stein** *vgl. No. 572 S. 638.*
665. **Steuer, A.,** *Ueber eine Euglenoide (Eutreptia) aus dem Canale grande von Triest. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 3. 1903. p. 126.*
666. **Zumstein,** *Zur Morphologie und Physiologie der Euglena gracilis Klebs. In: Jahrb. wiss. Botanik. Vol. 24. 1896. p. 149.*

### 5. Schriften über Phytomonadina.

667. **Blochmann, F.,** *Ueber eine neue Haematococcus-Art. Habilitationsschrift. Heidelberg 1886. Auch: Verh. Naturhist.-Med. Vereins. Vol. 3. p. 1.*
668. — *Kleine Mitteilungen über Protozoen. In: Biol. Centralbl. Vol. 14. 1894. p. 82.*
669. **Bohlin, Knut,** *Zur Morphologie und Biologie einzelliger Algen. In: Öfversigt Kgl. Svenska Vet. Ak. Förhandl. 1897. No. 9.*
670. **Bütschli,** *vgl. No. 563. S. 638.*
671. **Chatton, E.,** *Pleodorina californica à Banyuls sur mer. Son cycle évolutif et sa signification phylogénique. In: Bull. Sci. France et Belg. Sér. 7. Vol. 44. 1911. p. 309.*
672. **Cohn, F.,** *Die Entwicklungsgeschichte der Gattung Volvox. In: Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. Vol. 3. 1875. p. 101.*
673. — *und* **Wichura,** *Ueber Stephanosphaera pluvialis. In: Nova Acta Leopold.-Carol. Vol. 261. 1. Nachtr. 1857.*
673a. **Conrad, W.,** *Observations sur Eudorina elegans. In: Rec. Inst. bot. Léo Errera. Vol. 9. 1913. p. 321.*
674. **Dangeard,** *Mémoire sur les Chlamydomonadinées. In: Le Botaniste. Vol. 6. 1898. p. 65.*
675. — *Observations sur la structure et le développement du Pandorina morum. Ibid. Vol. 7. 1900. p. 193.*
676. — *Le Polytoma uvella. Ibid. Vol. 8. 1901. p. 1.*
677. **Entz, G., jr.,** *Cytologische Beobachtungen an Polytoma uvella. In: Verh. Deutsch. Zool. Ges. Vers. 23. 1913. p. 249.*
678. **Francé, R.,** *Studien zur Systematik der Chlamydomonadinen. In: Bot. Centralbl. Vol. 55. 1893. p. 392.*
679. — *Die Polytomeen, eine morphologisch-entwicklungsgeschichtliche Studie. In: Pringsheims Jahrb. Vol. 26. 1894. p. 295.*
680. **Goroschankin,** *Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. I u. II. Bull. d. l. Soc. Imp. Naturalistes. Moscou 1890. p. 101; 1891. p. 1.*
681. **Hazen, E.,** *The life-history of Sphaerella lacustris (Haematococcus pluvialis). In: Mem. Torrey Bot. Club. New York. Vol. 6. 1899.*
682. **Hieronymus, G.,** *Ueber Stephanosphaera pluvialis Cohn. In: Cohn, Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. Vol. 4. 1884. p. 51.*

683. **Jameson, A. Pringle,** *A new Phytoflagellate and its method of nuclear division. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 33. 1914. p. 21—44.*
684. — *A new Phytoflagellate (Parapolytoma satura n. g. n. sp.) and its method of nuclear division. In: Arch. Protistenk. Vol. 33. 1914. p. 21.*
685. **Klein, L.,** *Vergleichende Studien über die Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung Volvox. In: Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg i. B. Vol. 5. 1888. p. 29.*
686. — *Morphologische und biologische Studien über die Gattung Volvox. In: Pringsheims Jahrb. Vol. 20. 1889. p. 133.*
687. — *Neue Beiträge zur Kenntnis der Gattung Volvox. In: Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Vol. 7. 1889. p. 42.*
688. **Kofoid, L. A.,** *Plankton studies II. On Pleodorina illinoisensis, a new species from the Plankton of the Illinois River. In: Bull. Ill. State Lab. Nat. Hist. Vol. 5. 1898. p. 273.*
689. — *III. On Platydorina, a new genus of the family Volvocidae. Ibid. Vol. 5. 1899. No. 9.*
690. **Krassiltschick, J.,** *Zur Entwicklungsgeschichte und Systematik der Gattung Polytoma Ehrbg. In: Anat. Anz. Vol. 5. 1882. p. 426.*
691. **Lauterborn, R.,** *Protozoenstudien. IV. Flagellaten aus dem Gebiet des Oberrheins. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 65. 1899. p. 370.*
692. **Merton,** *Ueber den Bau und die Fortpflanzung von Pleodorina illinoisensis. Ibid. Vol. 90. 1908.*
693. **Meyer, A.,** *Ueber den Bau von Volvox aureus und V. globator. In: Bot. Centralbl. Vol. 63. 1895. p. 225.*
694. **Migula,** *Beitrag zur Kenntnis des Gonium pectorale. In: Bot. Centralbl. Vol. 43. 1890.*
695. **Oltmans** *vgl. No. 568, S. 633. Daselbst weitere Literatur.*
696. **Overton,** *Beitrag zur Kenntnis der Gattung Volvox. In: Bot. Centralbl. Vol. 39. 1889. p. 65.*
697. **Pascher, A.,** *Zur Kenntnis zweier Volvokalen. In: Hedwigia. Vol. 52. Prag 1911.*
698. — *Zur Gliederung der Heterokonten. Ibid. Vol. 53. Prag 1911.*
699. **Pringsheim, N.,** *Ueber die Paarung von Schwärmsporen etc. In: Monatsber. d. K. Ak. d. Wiss. Berlin. 1869. p. 721.*
700. **Prowazek, S. v.,** *Die Kernteilung und Vermehrung der Polytoma. In: Oesterr. bot. Zeitschr. Vol. 51. 1901. No. 2. p. 51. Nachträgliche Bemerkung hierzu ibid. p. 400.*
701. **Reichenow, E.,** *Untersuchungen an Haematococcus pluvialis, nebst Bemerkungen über andere Flagellaten. In: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamte. Vol. 33. 1909. p. 1.*
702. **Schroeder, B.,** *Paudorina morum, ihre ungeschlechtliche Vermehrung und ihre Parasiten. In: Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 1898. 8. Dez.*
703. **Shaw, W. R.,** *Pleodorina, a new genus of the Volvocideae. In: Botanic. Gazette. Vol. 19. 1894. p. 278.*
704. **Wills,** *On the structure and life history of Volvox globator. In: Midland Naturalist III. 1880.*
705. **Wollenweber, E.,** *Das Stigma von Haematococcus. In: Ber. Deutsch. Bot. Ges. Vol. 25. 1907.*
706. — *Untersuchungen über die Algengattung Haematococcus. Ibid. Vol. 26. 1908.*

## B. Zoomastigina.

### 6. Schriften über Protomonadina.

Mit Ausnahme der Herpetomonadidae (also Herpetomonas, Trypanosominen und Bodoninen).

707. **Alexeieff, A.,** *Sur la position des Monadidés dans la systématique des Flagellés. Quelques observations sur le Monas vulgaris. Signification du blépharoplaste. In: Bullet. de la Société Zool. de France. Vol. 36. 1911. p. 96.*
707a. — *Sur la position des Monadidés dans la systématique des Flagellés. Quelques observations sur les Monas vulgaris. Signification du blépharoplaste. In: Bull. de la Soc. Zool. de France. Vol. 36. 1911. H. 2, 3.*
708. — *Sur la morphologie et la division de Bodo caudatus (Duj.) Stein. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 70. 1911. p. 130.*
709. — *Notes sur les Flagellés. In: Arch. de Zool. expér. et génér. Vol. 6. 1911. 5e Sér. p. 491.*

710. **Braune, R.,** *Untersuchungen über die im Wiederkäuermagen vorkommenden Protozoen. In: Arch. f. Protistenkde. Vol. 32. 1913. p. 111.*
711. **Burck, C.,** *Studien über einige Choanoflagellaten. In: Arch. f. Protistenkde. Vol. 16. 1909. p. 169.*
712. **Chatton, E.,** *A propos de „Rhynchomonas luciliae" Patton, Flagellé parasite de la Lucilie sérénissime. In: Bull. de la Soc. Path. exot. Vol. 3. 1910. No. 6.*
713. **Francé, R. H.,** *Der Organismus der Craspedomonaden. Budapest 1897.*
714. **Griessmann, K.,** *Ueber marine Flagellaten. In: Arch. f. Protistenkde. Vol. 32. 1913. p. 1—78.*
715. **Kühn, A.,** *Bau, Teilung und Encystierung von Bodo edax Klebs. In: Arch. f. Protistenkde. Vol. 35. 1915. p. 212.*
716. **Liebetanz, E.,** *Die parasitischen Protozoen des Wiederkäuermagens. In: Arch. f. Protistenkde. Vol. 19. 1910. p. 19.*
717. **Plenge, H.,** *Ueber die Verbindungen zwischen Geißel und Kern etc. In: Verh. des Naturh.-Med. Vereins Heidelberg. No. 6. Vol. 6. 1896. p. 217.*
718. **Wenyon, C. M.,** *Some observations on a Flagellate of the Genus Cercomonas. In: The Quarterly Journ. of Microsc. Science. Vol. 55. 1910. H. 2.*

## 7. Schriften über Trypanosomen und nächste Verwandte.

719. **Baldrey,** *Versuche und Beobachtungen über die Entwicklung von Trypanosoma Lewisi in der Rattenlaus Haematopinus spinulosus. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 15. 1909. H. 3.*
720. **Bettencourt,** *La maladie du sommeil. Rapport présenté au Ministère de la Marine et de Colonies. Lissabon 1903.*
721. **Biot,** *Au sujet du Trypanosoma Lewisi. In: C. r. Acad. Sc. Vol. 149. 1909. No. 19. p. 799—800.*
722. **Bouet, G.,** *Sur quelques Trypanosomes des vertébrés à sang froid de l'Afrique occidentale française. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 66. p. 609.*
723. *— s. No. 328, S. 298.*
724. *— et* **Roubaud, E.,** *Expériences diverses de transmission des Trypanosomes par les Glossines. V. Transmission naturelle de la Souma par Glossina tachinoides et morsitans; de la Baléri par Glossina morsitans, au Soudan Nigérien, en saison sèche. In: Bull. Soc. Path. exot. Vol. 4. 1911. p. 539—544.*
725. **Breinl** *and* **Thomas,** *Report on Trypanosomes, Trypanosomiasis and Sleeping Sickness. Mem. XVI. Liverpool School Trop. Med. 1905.*
726. **Bruce D.,** *and* **Bateman, H. R.,** *Have Trypanosomoses an ultramicroscopical stage in their life-history? In: Journ. of Royal Army Med. Corps. Vol. 12. 1909. H. 1. p. 1 und Proc. of the Royal Soc. Vol. 80. 1908. p. 394.*
727. *— —* **Hamerton, A. E.,** *and* **Bateman, H. R.,** *Experiments to ascertain if Antelope may act as a reservoir of the virus of Sleeping Sickness (T. gambiense). In: Proc. of the Royal Soc. Ser. B. Vol. 83. 1911. p. 311—327.*
728. *— — — Experiments to ascertain if certain Tabanidae act as the carriers of Trypanosoma pecorum. In: Proc. of the Royal Soc. Ser. B. Vol. 83. 1911. p. 349 bis 358.*
729. *— — — Trypanosoma ingens sp. In: Proc. of the Royal Soc. Ser. B. Biol. Sc. No. 549. Vol. 81. 1909. P. 5.*
730. *— — — A Trypanosome from Zanzibar. In: Reports of the Sleeping Sickness Comm. of the Roy. Soc. 1910. No. 10. p. 12—27.*
731. *— — — and* **Mackie, F. P.,** *Experiments to ascertain if cattle may act as a reservoir of the virus of sleeping sickness (T. gambiense). In: Journ. of the Roy. Army Med. Corps. Vol. 15. 1910. No. 6. p. 653—658.*
732. *— — — — Idem. In: Proc. R. Soc. London. Vol. 82 B. 1910. p. 480—484.*
733. *— — — — Trypanosome diseases of domestic animals in Uganda. In: Journ. Royal Army Med. Corps. Vol. 17. 1911. p. 1—12.*
734. *— — — — The development of Trypanosoma gambiense in Glossina palpalis. In: Proceed. of the Royal Soc. Biol. Sc. Vol. 81. 1909. p. 405.*
735. *— — — — Glossina palpalis as a carrier of Trypanosoma vivax in Uganda. In: Reports of the Sleep. Sickn. Comm. of the Roy. Soc. 1910. No. 10. p. 63—67.*
736. *— — — — Sleeping Sickness in Uganda. Duration of the infectivity of the Glossina palpalis after the removal of the Lake-shore Population. In: Reports of the Sleep. Sickn. Comm. of the Roy. Soc. 1908—09. No. 10. p. 56—63.*
737. *— — — — A note of the occurrence of a Trypanosome in the African elephant. In: Reports of the Sleeping Sickness Comm. of the Royal Soc. 1910. No. 10. p. 54—56.*

738. **Bruce, D., Hamerton, A. E., Bateman, H. R.,** and **Mackie, F. P.,** *Trypanosome diseases of domestic animals in Uganda. I. Trypanosoma pecorum. II. Trypanosoma Brucei (Plimmer and Bradford). III. Trypanosoma vivax (Ziemann). IV. Trypanosoma uniforme n. sp. In: Proc. of the Roy. Soc. Ser. B. I: Vol. 82. 1910. p. 479—486; II: Vol. 83. p. 1—14; III: p. 15—28; IV: Vol. 83. 1911. p. 176—179.*

739. — — — — *Trypanosome diseases of domestic animals in Uganda. III. Trypanosoma vivax. IV. Trypanosoma uniforme. V. Trypanosoma nanum. In: Journ. Trop. Veter. Sc. Vol. 6. 1911. p. 468—491.*

740. — — — — *Experiments to ascertain if Trypanosoma gambiense during its developmcnt within Glossina palpalis is infective. In: Proc. of the Royal Society. Ser. B. Vol. 83. 1911. p. 345—348.*

741. — **Harvey, D., Hamerton, A. E., Davey, J. B.,** and Lady **Bruce,** *The morphology of the Trypanosome causing disease in Man in Nyassaland. In: Proc. R. Soc. London. Vol. 85 B. 1912. p. 423—433.*

742. — — — — — *The morphology of Trypanosoma simiae n. sp. In: Proc. R. Soc. London. Vol. 85 B. 1912. p. 477—481.*

743. — — — and Lady **Bruce,** *Morphology of various strains of the Trypanosome causing disease in Man in Nyassaland. — The wildgame strain. In: Proc. R. Soc. London. Vol. 86 B. 1913. p. 394. — The wild Glossina morsitans strain. p. 408.*

744. — — — — *Infectivity of Glossina morsitans in Nyassaland. In: Proc. R. Soc. London. Vol. 86 B. 1913. p. 422.*

745. — **Nabarro** and **Greig,** *Further Report on Sleeping Sickness in Uganda. Rep. Sleep. Sickn. Comm. Rep. 4. 1903. p. 1—87.*

746. **Brumpt, E.,** *Trypanosomes et Trypanosomoses. In: Revue Scientifique. 5. Sér. Vol. 4. 1905. p. 321. (Daselbst Zusammenfassung seiner an anderen Orten publizierten Ansichten.)*

747. **Carini, S.,** *Stades endoglobulaires des trypanosomes. In: Annales de l'Institut Pasteur. Vol. 24. 1910. p. 143—151.*

748. **Castellani, A.,** *Researches on the etiology of Sleeping Sickness. In: Journ. Tropic. Med. Vol. 6. 1903. p. 167.*

749. — *Die Aetiologie der Schlafkrankheit der Neger. In: Centralbl. f. Bakt. I. Abt. Orig. Vol. 35. 1903. p. 62.*

750. **Chagas, C.,** *Neue Trypanosomen. Vorl. Mitt. In: Arch. Schiffs- u. Trop.-Hyg. 1909. H. 4.*

751. — *Ueber eine neue Trypanosomiasis des Menschen. (Studien über Morphologie und Entwicklungszyklus des Schizotrypanum Cruzi n. gen. n. sp., Erreger einer neuen Krankheit des Menschen). In: Memorias do Instituto Oswaldo Cruz. Vol. 1. 1909. H. 2. p. 1—62; Vol. 2. 1909. Fasc. 1. p. 159—218.*

752. — *Ein neuentdeckter Krankheitsprozeß des Menschen. Bericht über die ätiologischen und klinischen Beobachtungen. In: Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de Janeiro. Vol. 3. 1911. p. 219.*

753. **Danilewsky,** *Parasitologie comparée du sang. Charkow 1889.*

754. **Darling, S. T.,** *Equine Trypanosomiasis in the Canal Zone. In: Bull. de la Soc. de Pathol. exotique. Vol. 3. 1910. No. 6. p. 381—384.*

755. **Doflein, F.,** *Probleme der Protistenkunde. I. Die Trypanosomen. Jena, Fischer, 1909.*

756. — *Biologische Untersuchungen an Trypanosomen, nebst Mitteilung einer neuen Färbungsmethode. In: Sitzber. Ges. Morphol. Physiol. München. Vol. 27. 1912. p. 73—78.*

757. — *Ueber Dauerformen und Immunität beim Froschtrypanosom. In: Ber. Nat. Ges. Freiburg i. B. Vol. 20. Sitzber. 1913. p. 27.*

758. **Duke, H. L.,** *Wild Game as a reservoir for human Trypanosomes. An Analysis of the available evidence from the Northern Shores of Lake Victoria Nyanza. In: Brit. Med. Journ. Vol. 1. 1914. p. 289—292.*

759. — *Wild Game as a Trypanosome reservoir in the Uganda Protectorate: with some criticisms on the current methods of diagnosing these Protozoa. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 32. 1914. p. 393.*

760. **Dutton** and **Todd,** *Trypanosomiasis. First Report of the Expedition to Senegambia. Memoir XI. Liverpool School of Tropical Med. 1903.*

761. — — *Reports of the Expedition to the Congo 1903—05. Mem. XVIII. Ibid. 1906.*

762. — — and **Christy,** *Reports on the Trypanosomiasis Expedition to the Congo 1903—04. Mem. XIII. Ibid.*

763. — — and **Hannington,** *Trypanosome transmission experiments. In: Ann. Tropic. Medic. and Parasitol. Vol. 1. 1907. p. 201.*

764. **Dutton, Todd** and **Tobey**, *Concerning certain parasitic Protozoa observed in Africa. Ibid. Vol. 1. 1907. p. 287.*
765. **Ehrlich, P.**, *Ueber die neuesten Ergebnisse auf dem Gebiete der Trypanosomenforschung. In: Arch. Schiffs-Trop.-Hyg. Vol. 13. 1909. Beiheft 6. p. 321—346.*
766. **Elmassian**, *Mal de Caderas, Flagellosis paresiante de los Equideos. In: Articl. publ. en la Rev. de la Soc. Med. Argentina. Buenos-Ayres. Vol. 10. 1902. p. 122.*
767. **Fantham, H. B.**, *The life history of Trypanosoma gambiense and T. rhodesiense as seen in Rats and Guinea-pigs. Proc. of the Royal Soc. B. Vol. 83. 1911. p. 212—227.*
768. — and **Thomson, J. G.**, *Enumerative studies on Trypanosoma gambiense and Trypanosoma rhodesiense in Rats, Guinea-pigs and Rabbits; periodic variations disclosed (N. Pr.). Ibid. p. 206—211.*
769. **Fraser, A. D.**, and **Duke, H. L.**, *The relation of wild animals to Trypanosomiasis. In: Proc. R. Soc. London. Vol. 85 B. 1912. p. 2—3.*
770. **Gonder, R.**, *Trypanosoma vespertilionis (Battaglia). Centralbl. f. Bakt. I. Abt. Orig. Vol. 53. 1910. p. 293.*
771. — und **Sieber, H.**, *Experimentelle Untersuchungen über Trypanosomen. Ibid. Vol. 49. 1909. H. 3. p. 321—325.*
772. **Hartmann, M.**, *Das System der Protozoen. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 10. 1907. p. 139.*
773. — und **Prowazek**, *Blepharoplast, Karyosom und Centrosom. Ibid. p. 306.*
774. **Hindle, E.**, *The life-history of Trypanosoma dimorphon, Dutton and Todd. Univ. California Publications in Zoology. Vol. 6. 1909. No. 6. p. 127—144.*
775. **Keysselitz, G.**, *Ueber die undulierende Membran bei Trypanosomen und Spirochäten. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 10. 1907. p. 127.*
776. **Kinghorn, A.**, and **Yorke, W.**, *On the transmission of human Trypanosomes by Glossina morsitans Westw., and on the occurrence of human Trypanosomes in Game. In: Ann. trop. Med. Parasit. Liverpool. Vol. 6. 1912. p. 1—23 and p. 269 bis 285.*
777. — — and **Lloyd, L.**, *On the development of Trypanosoma rhodesiense in Glossina morsitans. In: Ann. Trop. Med. Parasit. Liverpool. Vol. 6. 1912. p. 495.*
778. **Kleine, F. K.**, *Weitere Beobachtungen über Tsetsefliegen und Trypanosomen. In: Deutsche med. Wochenschr. 1909. p. 1956.*
779. — *Weitere Untersuchungen über die Aetiologie der Schlafkrankheit. Ibid. 1909. No. 29. p. 1257.*
780. — *Positive Infektionsversuche mit Trypanosoma Brucei durch Glossina palpalis. Ibid. 1909. No. 11.*
781. — *Weitere wissenschaftliche Beobachtungen über die Entwicklung von Trypanosomen in Glossinen. Ibid. 1909. No. 21. p. 924.*
782. — *Zur angeblichen Identität des T. Brucei und T. rhodesiense. Zeitschr. Hyg. Infektionskrankh. Vol. 77. 1914. p. 184—187.*
783. — und **Eckard, B.**, *Ueber die Bedeutung der Haustiere und des Wildes für die Verbreitung der Schlafkrankheit. In: Zeitschr. Hyg. Infektionskrankh. Vol. 75. 1913. p. 118.*
784. — — *Ueber die Bedeutung der Speicheldrüseninfektion bei der Schlafkrankheitsfliege (Glossina palpalis). In: Zeitschr. Hyg. Infektionskrankh. Vol. 74. 1913. p. 183.*
785. — und **Fischer, W.**, *Schlafkrankheit und Tsetsefliegen. In: Zeitschr. Hyg. Infektionskrankh. Vol. 73. 1913. p. 253.*
786. — und **Taute, M.**, *Trypanosomenstudien (cf. Ergänzungen zu unseren Trypanosomenstudien). Arb. d. Kais. Ges.-Amts. Vol. 31. 1911. H. 2.*
787. **Koch, R.**, *Vorläufige Mitteilungen über die Ergebnisse einer Forschungsreise nach Deutsch-Ostafrika. In: Deutsche med. Wochenschr. 1905. No. 47. p. 1865.*
788. — *Ueber die Unterscheidung der Trypanosomenarten. In: Sitzber. K. Pr. Ak. d. Wiss. Berlin 1905. No. 46. p. 958.*
789. — *Ueber den bisherigen Verlauf der deutschen Expedition zur Erforschung der Schlafkrankheit in Deutsch-Ostafrika. In: Deutsche med. Wochenschr. 1900. Sonderbeilage zu No. 51.*
790. — *Bericht über den Verlauf der deutschen Expedition zur Erforschung der Schlafkrankheit bis zum 25. November 1906. Ibid. 1907. No. 2. p. 49.*
791. — **Beck, M.**, **Kleine, F.**, *Bericht über die Tätigkeit der zur Erforschung der Schlafkrankheit im Jahre 1906/07 nach Ostafrika entsandten Kommission. Arb. a. d. Kais. Ges.-Amt. Vol. 31. 1909. H. 1. p. 1.*
792. **Kühn, A.**, und **v. Schuckmann, W.**, *Ueber den Bau und die Teilungserscheinungen von Trypanosoma Brucei. In: Sitzber. Heidelberg. Ak. Wiss. Math.-nat. Kl. 1911. 11. Abh.*

793. **Kühn, M.**, *Die Trypanoplasmen und deren Verbreitung in einheimischen und ausländischen Schnecken. In: Schrift. Phys.-ökon. Ges. Königsberg. Jahrg. 52. 1911. p. 63—89.*

794. **Laveran** *et* **Mesnil**, *Trypanosomes et Trypanosomiases. Paris, Masson et Co., 2. Aufl. 1912.*

795. — — *Recherches morphologiques et expérimentales sur le Trypanosoma des Rats. In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 15. 1901. p. 673.*

796. — — *Recherches morphologiques et expérimentales sur le Trypanosoma du Nagana. Ibid. Vol. 16. p. 1.*

797. — — *Les Trypanosomes des Poissons. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 1. 1902. p. 475.*

798. **Laveran, A.,** *et* **Pettit, A.**, *Sur le trypanosome du Mulot, Mus sylvaticus L. Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 67. p. 564.*

799. — — *Sur un trypanosome d'un Campagnol Microtus arvalis Pallas. Ibid. 1909. p. 798.*

800. **Laveran, M. A.**, *Sur les Trypanosomiases du Haut-Niger. In: Ann. Inst. Past. Vol. 21. 1907. p. 321.*

801. **Levaditi, C.,** *et* **Stanesco, V.**, *Sur un procédé facilitant la recherche des trypanosomes, des spirilles et des filaires dans le sang. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 67. 1909. p. 594.*

802. **Lignières**, *Contribution à l'étude du Mal de Caderas. In: Revista d. l. Socied. med. Argentina. Vol. 10. 1902. p. 481.*

803. **Lühe, M.**, *Die im Blut schmarotzenden Protozoen und ihre nächsten Verwandten. In: Mense, Handbuch der Tropenkrankheiten. Vol. 3. 1906. p. 69.*

804. **Martin, C. H.**, *and* **Muriel Robertson**, *Preliminary note on Trypanosoma Eberthi (Kent = Spirochaete Eberthi Lühe) and some other parasitic forms from the intestine of the Fowl. In: Proc. R. Soc. London. Vol. 81. B. 1909. p. 385—391.*

805. **Martin, G.**, *Les Trypanosomiases animales de la Guinée française. In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 21. 1907. p. 357.*

806. — **Leboeuf** *et* **Roubaud**, *Rapport de la mission d'études de la maladie du sommeil au Congo français 1906—1908. In: Soc. de Géographie. Paris (Masson & Co.). 1909.*

807. — *et* **Mesnil**, *Sur la réceptivité des oiseaux aux trypanosomes pathogènes pour les mammifères. In: C. R. Soc. Biol. Vol. 60. 1906. p. 739.*

808. **Martini**, *Untersuchungen über die Tsetsekrankheit zwecks Immunisierung von Haustieren. In: Zeitschr. f. Hyg. u. Infekt. Vol. 50. 1905. p. 1.*

809. **Mathis, C.,** *et* **Leger, M.**, *Sur un trypanosome nouveau des serpents du Tonkin. Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 67. 1909. p. 572.*

810. — — *Trypanosome de la poule. Ibid. Vol. 67. 1909. p. 452.*

811. **Mayer, Mart.**, *Experimentelle Beiträge zur Trypanosomeninfektion. In: Zeitschr. f. exper. Pathol. u. Ther. Vol. 1. 1905.*

812. — *Ueber ein Halteridium und Leucocytozoon des Waldkauzes und deren Weiterentwicklung in Stechmücken. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 21. 1911. p. 232—254.*

813. — *und* **da Rocha-Lima, H.**, *Zum Verhalten von Schizotrypanum Cruzi in Warmblütlern und Arthropoden. In: Arch. Schiffs-Trop.-Hyg. Vol. 18. 1914. Beiheft 5. p. 101—136.*

814. — — *Demonstration zur Entwicklung von Schizotrypanum Cruzi in Säugetieren. In: Arch. Schiffs-Trop.-Hyg. Vol. 16. 1912. p. 263; Deutsche med. Wochenschr. Vol. 38. 1912. p. 830.*

815. — — *Zur Entwicklung von Schizotrypanum Cruzi in Säugetieren. In: Beiheft 4. p. 376. (Review Sleeping Sickness Bull. London. Vol. 4. 1912. p. 285).*

816. **Mc Neal, W. J.**, *An improved medium for cultivating Trypanosoma Brucei. In: Sixth Ann. Rep. Michigan Ac. Sci. 1906. p. 173.*

817. — *The life history of Trypanosoma Lewisi and T. Brucei. In: Journ. Infect. Diseases. Vol. 1. 1904. p. 517.*

818. **Mendelejeff-Goldberg, P.**, *Die Immunitätsfrage bei der Trypanosomenkrankheit der Frösche. In: Arch. f. Protisteuk. Vol. 31. 1913. p. 241.*

819. **Mesnil, F.,** *et* **Brimont, E.**, *Sur un hématozoaire nouveau (Endotrypanum n. gen.) d'un Édenté de Guyane. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 65. 1908. p. 581.*

820. — *et* **Rouget**, *Sensibilité des Ruminants et des Singes au Tryp. de la Dourine. In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 20. 1906. p. 689.*

821. **Minchin, E. A.**, *Observations on the Flagellates parasitic in the blood of freshwater fishes. Proc. of the Zool. Soc. of London. 1909. p. 1—31.*

822. — *Note on the polymorphism of „Trypanosoma gambiense". In: Parasitology. Vol. 1. 1908. No. 3. p. 236—237.*

823. — *Investigations on the development of Trypanosomes in the Tsetseflies and other Diptera. In: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 52. 1908. p. 159.*

824. **Minchin, E. A.,** and **Thomson, J. D.,** *Development of an intracellular stage in the development of Trypanosoma Lewisi in the Rat-Flea. In: Brit. Med. Journ. Vol. 2. 1911. p. 361—364.*

825. — and **Woodcock, H. M.,** *Observations on the Trypanosome of the Little Owl (Athene noctua) with remarks on the other Protozoan Blood-parasites occurring in this bird. In: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 57. 1911. p. 141.*

826. **Möllers, B.,** *Beitrag zur Epidemiologie der Trypanosomenkrankheiten. Experimentelle Uebertragungsversuche von Tsetsetrypanosomen durch den Zeugungsakt und durch Ungeziefer (Insekten und Zecken). In: Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh., Vol. 62. 1909. H. 3. p. 425.*

827. **Musgrave** and **Clegg,** *Trypanosoma and Trypanosomiasis, with special reference to Surra in the Philippine Islands. In: Dptmt. of the Interior. Bureau of Gvmnt. Lab. Publ. No. 5. (Literaturverzeichnis.)*

828. **Nocht** und **Mayer,** *Trypanosomen als Krankheitserreger. In: Kolle und Wassermann, Handb. der pathog. Mikroorg.*

829. **Nocht, B.,** *Ueber Tropenkrankheiten. Leipzig 1905.*

830. **Nöller, W.,** *Die Uebertragungsweise der Rattentrypanosomen durch Flöhe. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 25. 1912. p. 386—424.*

831. — *Die Blutprotisten des Wasserfrosches und ihre Uebertragung. Ibid. Vol. 28. 1913. p. 313. I. Teil in Vol. 31. p. 169.*

832. **Novy** and **McNeal,** *On the cultivation of Tryp. Lewisi. In: Contrib. to Medic. Research. dedic. to V. C. Clarence. Chicago 1903.*

833. — — *The cultivation of Trypanosoma Brucei. A preliminary Note. In: Journ. Am. Med. Ass. 1903.*

834. — — *On the Trypanosomes of Birds. In: Journ. infect. Diseases. Vol. 2. 1905. p. 256.*

835. — — *On the cultivation of Tryp. Brucei. In: Journ. infect. Diseases. Vol. 1. 1904. p. 1.*

836. — — *The Trypanosomes of Tsetseflies. In: Journ. infect. Diseases. Vol. 3. 1906. p. 394.*

837. — — and **Torrey,** *The Trypanosomes of Mosquitoes and other Insects. In: Journ. infect. Diseases. Vol. 4. 1907. p. 223.*

838. **Nuttal, G. H. F.,** *The transmission of Trypanosoma Lewisi by fleas and lice. In: Parasitology. Vol. 1. 1908. No. 4. p. 296.*

839. **Ogawa, M.,** *Sur un trypanosome de Triton pyrrhogaster. In: C. R. Soc. Biol. Paris. Vol. 75. 1913. p. 268.*

840. — *Studien über die Trypanosomen des Frosches. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 29. 1913. p. 248.*

841. **Patton, W. S.,** *A critical review of our present knowledge of the Haemoflagellates and allied forms. In: Parasitology. Vol. 2. 1909. No. 1 u. 2.*

842. **Pease, H. T.,** *Trypanosoma Theileri (Laveran) and Galziekte. In: Journ. of Trop. Veter. Sc. Vol. 4. 1909. Fasc. 4.*

843. **Peter, O.,** *Morphologische und experimentelle Studien über ein neues, bei Rindern in Uruguay (Südamerika) gefundenes Trypanosoma. In: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Vol. 14. 1910. Beiheft 6. p. 7—40.*

844. **v. Prowazek, S.,** *Studien über Säugetiertrypanosomen. In: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamte. Vol. 22. 1905. p. 351.*

845. — *Kritische Bemerkungen zum Trypanosomenproblem. In: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhygiene. 1909. No. 10.*

846. — *Ueber reine Trypanosomenstämme. In: Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. I. Orig. Vol. 68. 1913. p. 498.*

847. **Rabinowitsch** und **Kempner,** *Beitrag zur Kenntnis der Blutparasiten, speziell der Rattentrypanosomen. In: Zeitschr. f. Hygiene. Vol. 30. 1899. p. 251.*

848. — — *Die Trypanosomen in der Menschen- und Tierpathologie, sowie vergleichende Trypanosomenuntersuchungen. In: Centralbl. f. Bakt. I. Abt. Orig. Vol. 34. 1903. p. 804.*

849. **Robertson, M.,** *Studies on a Trypanosome found in the alimentary canal of Pontobdella muricata. In: Proc. Phys. Soc. Edinburgh. Vol. 17. 1907. p. 83.*

850. — *Notes on the life history of Trypanosoma gambiense, with a brief reference to the cycles of Trypanosoma nanum and Trypanosoma pecorum in Glossina palpalis. In: Phil. Trans. R. Soc. London. Vol. 203 B. 1913. p. 161.*

851. **Rocha-Lima, H. da,** *Ueber das Verhalten des Erregers der brasilianischen Trypanosomiasis des Menschen in den Geweben. In: Verhandl. Deutsch. Pathol. Ges. Tagung 15. 1912. p. 454.*

852. **Rodenwald, E.,** *Trypanosoma Lewisi in Haematopinus spinulosus. In: Centralbl. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 52. 1909. p. 30.*

853. **Rosenbusch, F.,** *Trypanosomenstudien. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 15. 1909. H. 3.*
854. **Ross, Ronald** *and* **Thomson, D.,** *A case of sleeping sickness showing regular periodical increase of the parasites disclosed. In: British Med. Journ. 1910. No. 2582. p. 1544—1545.*
855. **Roubaud, E.,** *La Glossina palpalis, sa biologie, son rôle dans l'étiologie des Trypanosomiascs. In: Extr. du Rapport d. l. Miss. d'études d. l. maladie du sommeil au Congo Français par Martin, Lebœuf et Roubaud. Paris 1909.*
856. **Roudsky, D.,** *Sur la réceptivité de la souris blanche à Trypanosoma Lewisi Kent. In: C. R. Soc. Biol. Paris. Vol. 68. 1910. p. 458—460.*
857. — *Sur le Trypanosoma Lewisi Kent renforcé. Ibid. Vol. 69. 1910. p. 384—386.*
858. **Rouget, O.,** *Contribution à l'étude du Trypanosome des Mammifères. In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 10. 1896. p. 716.*
859. **Salvin-Moore** *and* **Breinl,** *Note on the life cycle of the parasite of the sleeping sickness.*
860. — — *The cytology of the Trypanosomes. In: Ann. Trop. Med. and Parasit. Vol. 1. 1907. p. 441.*
861. — — *The life-history of Tryp. equiperdum. In: Proc. Roy. Society. B. Vol. 80. 1908. p. 289.*
862. — — *and* **Hindle,** *The life-history of Tryp. Lewisi. In: Ann. Trop. Med. and Parasit. Vol. 2. 1908. p. 199.*
863. **Schaudinn, F.,** *Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochäte. In: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamte. Vol. 20. 1904. p. 387.*
864. — *Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. In: Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1905. p. 16.*
865. **Schilling, C.,** *Bericht über die Surrakrankheit der Pferde. In: Centralbl. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 30. 1901. p. 545.*
866. — *2. und 3. Bericht über die Surrakrankheit der Pferde und Rinder in Togo. Ibid. Vol. 31. 1902. p. 452 und Vol. 33. 1903. p. 184.*
867. **Schneider** *et* **Buffard,** *La dourine et son parasite. In: Rec. Méd. Vétér. Sér. 8. Vol. 7. 1900. p. 157 u. 220.*
868. **Schönebeck,** *Beobachtung eines anscheinend pathogenen, zur Gruppe des T. Theileri gehörigen Trypanosomas in Deutsch-Ostafrika, zugleich ein Beitrag zur Behandlung und Prophylaxe der Trypanose. In: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Vol. 14. 1910. No. 16. p. 506—514.*
869. **Senn, G.,** *Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse von den Flagellaten-Blutparasiten. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 1. 1902. p. 344.*
870. — *und* **v. Wasielewski,** *Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten des Rattenbluts. In: Zeitschr. f. Hyg. Vol. 33. 1900. p. 444.*
871. **Sergent, Ed.** *et* **Et.,** *Évolution des Hématozoaires de l'Athene noctua, d'après F. Schaudinn. In: C. R. 6me Congr. internat. Zoologie Berne 1904. p. 384.*
872. — *Études sur les Hématozoaires d'Oiseaux. In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 21. 1907. p. 251.*
873. — *El Debab. Ibid. Vol. 19. 1905. p. 17.*
874. — *Études sur les Trypanosomes de Berbérie en 1905. Ibid. Vol. 20. 1906. p. 665.*
875. **Sivori** *et* **Leeler,** *Le Surra américain ou Mal de Caderas. In: Annales del Ministerio de Agricultura, Seccion de Zootecnio etc. Vol. 1. 1902. p. 1.*
876. **Sleeping Sickness Bureau.** *Bulletin 1909—1913. Editor: A. G. Bagshawe. London, Royal Society.*
877. **Stephens, S. W. W.** *and* **Fantham, H. B.,** *On the peculiar morphology of a Trypanosome from a case of sleeping sickness and the possibility of its being a new species (T. rhodesiense). In: Proc. of the Royal Soc. B. Vol. 83. 1910. p. 28—33.*
878. **Strickland, C.,** *On the supposed development of Trypanosoma Lewisi in lice and fleas; and the occurrence of Crithidia Ctenophthalmi in fleas. In: Parasitology. Vol. 2. 1909. No. 1/2. p. 81.*
879. **Swellengrebel, N. H.,** *La Volutine chez les Trypanosomes. In: C. R. Soc. Biol. Vol. 64. 1908. p. 38.*
880. **Swingle, L. D.,** *The transmission of Trypanosoma Lewisi by Rat Fleas (Ceratophyllus sp. and Pulex sp.), with short descriptions of three new Herpetomonads. In: Journ. infect. Diseases. Vol. 8. 1911. p. 125.*
881. **Teichmann, E.,** *Zur Biologie der Trypanosomen. In: Verh. Deutsch. Zool. Ges. Vers. 22. 1912. p. 109.*
882. **Theiler, A.,** *Maladies des Troupeaux dans l'Afrique du Sud. In: Bull. Inst. Pasteur. Vol. 19. 1905. No. 15 u. 16.*
883. **Thimm, C. A.,** *Bibliography of Trypanosomiasis. London. Sleeping Sickness Bureau. 1910.*

884. **Vianna, G.**, *Beitrag zum Studium der pathologischen Anatomie der Krankheit von Carlos Chagas. In: Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de Janeiro. Vol. 3. 1911. p. 276—294.*
885. **v. Wasielewski, Th.**, *Studien und Mikrophotogramme zur Kenntnis der pathogenen Protozoen. Heft II. Untersuchungen über Blutschmarotzer. Leipzig 1908.*
886. **Wendelstadt, H.**, *und* **Fellmer, T.**, *Einwirkung von Kaltblüterpassagen auf Nagana- und Lewisi-Trypanosomen. In: Zeitschr. f. Immunitätsf. u. exper. Ther. Vol. 3. 1909. Heft 4. p. 422—432. Dasselbe. II. Mitt. Ebenda. Vol. 5. 1910. H. 4. p. 338—348.*
887. **Werbitzky, F. W.**, *Ueber blepharoplastlose Trypanosomen. In: Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 53. 1909. p. 303—315.*
888. **Woodcock**, *The Haemoflagellates. In: Quart. Journ. Micr. Sci. N. S. Vol. 50. 1906. p. 151.*
889. **Yorke, W.**, *The relationship of the Big Game of Africa to the spread of Sleeping-Sickness. In: Proc. Zool. Soc. London. 1913. p. 321.*
890. **Ziemann**, *Beitrag zur Trypanosomenfrage. In: Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 38. 1905. p. 307. 429. 662.*
891. **Zwick** *und* **Fischer**, *Untersuchungen über die Beschälseuche. I. Mitt. In: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamte. Vol. 36. 1910. Heft 1. p. 1—103.*

*Dazu noch zahlreiche Aufsätze, vor allem über Trypanosomen, in den Publikationen des Institut Pasteur, der Liverpool School of Tropical Medicine, des Reichsgesundheitsamtes, des Laborat. Camerana Pestana, des Sleeping Sickness Committee der Royal Society, des Instituto Oswaldo Cruz etc.*

## 8. Schriften über Herpetomonadiden

mit Ausschluß der Trypanosomen, Leishmanien und Bodoninen.

892. **Alexeieff, A.**, *Notes sur les Herpetomonadidae. In: Archives de Zool. expérimentale et générale. Vol. 9. 1912. Notes et Revue. No. 2, 29—33.*
893. — *Introduction à la révision de la famille Herpetomonadidae. In: Arch. f. Protistenkunde. Vol. 29. 1913.*
894. **Bouet, G.**, **Roubaud, E.**, *Sur la présence au Dahomey et la mode de transmission du Leptomonas Davidi Lafont, flagellé parasite des Euphorbiacées. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 70. 1911. p. 55.*
895. **Chatton, E.**, *A propos de „Rhynchomonas luciliae" Patton flagellé parasite de la Lucilie sérénissime. In: Bull. de la Soc. de Pathol. exot. Vol. 3. 1910. No. 6.*
896. — *Sur un trypanosomide nouveau d'une Nyctéribie, et sur les relations des formes Trypanosoma, Herpetomonas, Leptomonas et Crithidia. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 67. 1909. p. 43.*
897. — *Sur un trypanosomide nouveau, Leptomonas agilis, d'une réduve indigène (Harpacter iracundus Scop). In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 66. 1909. p. 981.*
898. — *et* **Léger, A.**, *Sur quelques Leptomonas de Muscides et leurs Leptotrypanosomes. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 70. 1911. p. 120.*
899. — — *Eutrypanosomes, Leptomones et Leptotrypanosomes chez Drosophila confusa Staiger (Muscide). In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 70. 1911. p. 34.*
900. **Dunkerly, I. S.**, *On some stages in the life history of Leptomonas muscae domesticae etc. In: Quart. Journ. Micr. Sci. N. S. Vol. 56. 1911. p. 645.*
901. **Fantham, H. B.**, *Herpetomonas pediculi nov. sp., parasitic in the alimentary Tract of Pediculus testimenti, the human Body Louse. In: Ann. Trop. Med. Parasit. Liverp. Vol. 6. 1912. p. 25. Und in: Proc. R. Soc. London. Vol. 84. B. 1912. p. 505.*
902. **França, C.**, *La flagellose des Euphorbes. In: Arch. Protistenk. Vol. 34. 1914. p. 108—132.*
903. **Georgewitsch, Jivoïn**, *Sur le développement de Crithidia simuliae n. sp. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 67. 1909. p. 517.*
904. — *Sur un trypanosomide nouveau, Crithidiae simuliae n. sp., d'une Simulie (S. columbacensis) de la Serbie septentrionale. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 67. 1909. p. 480.*
905. **Knuth, P.**, *Eine Herpetomonas beim Rch. In: Zeitschr. f. Infektionskrankheiten d. Haustiere. Vol. 6. 1909. p. 357.*
906. **Lafont, A.**, *Sur la présence d'un Leptomonas, parasite de la classe des Flagellés, dans le latex de trois Euphorbiacées. In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 24. 1910. p. 205 bis 219.*
907. — *Sur la transmission du Leptomonas Davidi des Euphorbes par un hémiptère, Nysius Euphorbiae. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 70. 1911. p. 58.*

908. **Lafont, A.,** *Sur la présence d'un parasite de la classe des Flagellés dans le latex de l'Euphorbia pilulifera. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 66. 1909. p. 1011.*
909. **Laveran, A., et Franchini, G.,** *Infections expérimentales de Mammifères par des Flagellés du tube digestif de Ctenocephalus canis et d'Anopheles maculipennis. In: C. R. Acad. Sc. Paris. Vol. 157. 1913. p. 755—747.*
910. — — *Infections de Mammifères par des Flagellés d'invertébrés. In: Bull. Soc. Path. exot. Vol. 7. 1914. p. 605—612.*
911. **Léger, L.,** *Sur les affinités de l'Herpetomonas subulata et la phylogénie des Trypanosomes. In: C. R. Soc. Biol. Paris. Vol. 57. 1904. p. 615.*
912. — *Notes sur les parasites des Diptères piqueurs. Ann. Université Grenoble. Vol. 17. 1905. p. 92.*
913. — *La structure et le mode de multiplication des Flagellés du genre Herpetomonas Kent. In: C. R. Ac. Sci. Paris. Vol. 134. 1902. p. 781.*
914. — *Sur la systématique des Cercomonadines fasciculées sans membrane ondulante. Ibid. Vol. 134. 1902. p. 665.*
915. **O'Farell, W. R.,** *Hereditary infection, with special reference to its occurrence in Hyalomma aegypticum infected with Crithidia hyalommae. In: Ann. Trop. Med. Parasit. Liverpool. Vol. 7. 1913. p. 545.*
916. **Patton, W. S.,** *The life-cycle of a species of Crithidia parasitic in the intestinal tract of Gerris Fossarum fabr. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 12. 1908. p. 131.*
917. — *Herpetomonas Cygaei. Ibid. Vol. 13. 1908. p. 1.*
918. — *The life cycle of a species of Crithidia parasitic in the intestinal tracts of Tabanus hilarius and Tabanus sp. Ibid. Vol. 15. 1909. Heft 3.*
919. — *Experimental infection of the Madras bazaar fly, Musca nebulo Fabr. with Herpetomonas muscae domesticae (Burnett). Bull. de la Soc. Path. exot. Vol. 3. 1910. No. 4.*
920. — *A critical review of our present knowledge of the Haemoflagellates and allied forms. In: Parasitology. Vol. 2. Nos. 1 and 2. May. p. 92—143.*
921. — *and* **Strickland, S.,** *A critical review of the relation of blood-sucking invertebretes to the life-cycles of the trypanosomes of vertebrates, with a note on the occurrence of a species of Crithidia, Cr. ctenophthalmi, in the alimentary tract of Ctenophthalmus agystes Heller. Ibid. Vol. 1. 1908. No. 4 p. 322.*
922. **Porter, A.,** *The life cycle of „Herpetemonas jaculum" (Léger), parasitic in the alimentary tract of „Nepa cinerea". In: Parasitology. Vol. 2. 1910. No. 4. p. 367 bis 391.*
923. — *The morphology and life-history of „Crithidia Gerridis" as found in the British water-bug, „Gerris paludum". Ibid. Vol. 2. 1910. No. 4. p. 348—366.*
924. — *The structure and life-history of Crithidia melophagia. In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 55. 1910. p. 189.*
924a. — *The structure of life-history of Crithidia melophagia. In: Quart. Journ. of Micr. Sci. Vol. 55. 1910. Part 2.*
925. **v. Prowazek, S.,** *Die Entwicklung von Herpetomonas. In: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamte. Vol. 20. 1904. p. 440.*
926. **Rosenbusch, F.,** *Ueber eine neue Encystierung bei Crithidia muscae domesticae. In: Centralbl. f. Bakt., Par. u. Inf. Abt. I. Orig. Vol. 53. 1910. p. 387.*
927. **Roubaud, E.,** *Leptomonas Mesnili n. sp. nouveau flagellé à formes trypanosomes de l'intestin de Muscides non-piqueurs. In: Compt. rend. de la Soc. de Biol. Vol. 65. 1908. p. 39.*
928. **Swingle, Leroy D.,** *A study on the life-history of a flagellate (Crithidia melophagi n. sp, in the alimentary tract of the sheep-tick (Melophagus ovinus). In: Journ. of infection) Diseases. Vol. 6. 1909. No. 1. p. 98—121.*
928a. — *A study of the life-history of a Flagellate of the sheep-thiek. In: Journ. of inf. Diseases. Vol. 6. 1909. H. 1.*
929. **Visentini, A.,** *La Flagellosi delle Euforbie in Italia. In: Rendiconti del R. Accad. dei Lincei. Vol. 23. Ser. 5. 1914. 2. Sem. Fasc. 12.*
930. **Wenyon, C. M.,** *Observations on Herpetomonas muscae domesticae and some allied flagellates. With special referenee to the structure of their nuclei. In: Arch. Protistenk. Vol. 31. 1913. p. 1.*
931. **Werner, H.,** *Ueber eine eingeißelige Flagellatenform im Darm der Stubenfliege. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 13. 1908. p. 19—22.*

### 9. Schriften über Leishmanien.

932. **Bethmann, u. v. Wasielewski,** *Zur Kenntnis der Orientbeule und ihres Erregers. In: Beiheft 5 z. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. 1909. p. 56.*
933. **Chatterjee, G. C.,** *The cultivation of Trypanosoma out of the Leishman-Donovan body upon the method of Capt. Rogers. In: Laneet. 1905. Vol. 1. p. 16.*

934. **Di Cristina, G.,** und **Cannata, S.,** *Ueber die morphologischen und kulturellen Eigenschaften des Parasiten der infantilen Milzanämie (Leishmania infantum). In: Centralbl. f. Bakt. etc. Abt. I. Orig. Vol. 55. 1910. p. 494.*

935. — — *Ueber die morphologischen und kulturellen Eigenschaften des Parasiten der infantilen Milzanämie (Leishmania infantum). Ibid. Abt. I. Orig. Vol. 55. 1910. p. 494—496.*

936. **Christophers, S. R.,** *A preliminary Rep. on a parasite found in persons suffering from the enlargement of spleen in India. In: Scient. Mem. Off. Med. Sanit. Dpt. Govnt. India. No. 8 u. 11. 1904.*

937. **Darling, S. T.,** *Histoplasmosis, a fatal infect. disease resembling Kala-Azar found amongst natives of tropical America. In: Arch. internal Medicine. Chicago 1908. Sept.*

938. **Donovan, C.,** *Human piroplasmosis. In: Lancet. 1904. Vol. 2. p. 744.*

939. — *Kala-Azar in Madras, especially with regard to its connexion with the dog and the bug (Conorrhinus). In: Lancet. 1909. Vol. 2. No. 2. p. 1495—1426.*

940. **Gasperini, G.,** *La linfangite protozoaria equina ed el suo Lymphosporidium secondo le più recenti ricerche. In: Lo Sperimentale. Anno 63. 1909. Fasc. 2. p. 356—359.*

941. **Galli-Valerio, B.,** *L'état actuel de nos connaissances sur l'agent spécifique de la lymphangite épizootique des équidés. In: Centralbl. f. Bakt. etc. Abt. I. Ref. Vol. 44. 1909. p. 577.*

942. **Jemma, R., Di Cristina, G.,** und **Cannata, S.,** *Experimentelle Infektion mit „Leishmania infantum" bei Hunden. In: Centralbl. f. Bakt. etc. Abt. I. Orig. Vol. 57. 1910. p. 59.*

943. **Laveran, A.,** et **Pettit, A.,** *Culture de la Leishmania Donovani en milieu liquide. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 68. Paris 1910. p. 114.*

944. — — *Infections légères du rat et de la souris par la Leishmania Donovani. Ibid. Vol. 66. 1909. p. 911.*

945. — et **Mesnil,** *Sur un Protozoaire nouveau (Piroplasma Donovani) parasite d'une fièvre de l'Inde. In: Compt. rend. Ac. Sci. Vol. 137. 1903. p. 957.*

946. — — *Nouvelles observations sur Piroplasma Donovani. Ibid. Vol. 138. 1904. p. 187.*

947. **Leishman,** *The nature of the Leishman-Donovan body. In: Brit. Med. Journ. 1904. Vol. 2. p. 29.*

948. — *Note on the nature of the parasite bodies found in trop. splenomegaly. Ibid. 1904. Vol. 1. p. 303.*

949. — and **Statham,** *The development of the Leishman body in cultivation. In: Journ. of the Roy. Army Med. Corps. March 1905.*

950. **Marchand** und **Ledingham,** *Ueber die Infektion mit Leishmanschen Körperchen und ihr Verhältnis zur Trypanosomenkrankheit. In: Zeitschr. f. Hyg. Vol. 47. 1904. p. 1.*

951. **Martini,** *Trypanosomenkrankheit und Kala-Azar. Jena 1907.*

952. **Marzinowsky, E. J.,** *Die Orientbeulen und ihre Aetiologie. In: Zeitschr. f. Hyg. Vol. 58. 1907. p. 327.*

953. **Masson, P.,** *Les Leishmanioses. In: Rev. scient. Année. 47. Sem. 1. 1909. p. 654—657.*

954. **Mesnil,** *Le Protozoaire du bouton d'Orient. In: Compt. rend. du VI. Congr. intern. Zool. Bern 1904. Genf 1905. p. 384.*

955. **Minchin, E. A.,** *The development of the Parasites of Oriental Sore in cultures. In: Brit. Med. Journ. 1909. Vol. 1. p. 842.*

956. **Neumann, R. O.,** *Leishmania tropica im peripheren Blut bei der Delhibeule. In: Centralbl. f. Bakt. etc. Abt. I. Orig. Vol. 52. p. 469.*

957. **Nicolle, Ch.,** *Culture du parasite du bouton d'Orient. In: C. R. Ac. Sci. 1908. p. 842.*

958. — *Le Kala-Azar infantile. In: Ann. Inst. Fasteur. Vol. 23. 1909. p. 361—400. 441—472.*

959. — *État actuel de la question du Kala-Azar infantile. (Communication présentée au Congrès de Médecine de Trapani). In: Arch. de l'Institut Pasteur de Tunis. 1910. Vol. 3. p. 109—114.*

960. — et **Manceaux, L.,** *Reproduction expérimentale du bouton d'Orient chez le chien. Origine canine possibilité de cette infection. In: C. R. Acad. Sc. Paris. Vol. 150. 1910. p. 889—891.*

961. — — *Recherches sur le bouton d'Orient. Cultures, reproduction expérimentale. immunisation. In: Ann. de l'Institut Pasteur. Vol. 24. 1910. No. 9. p. 673—721.*

962. — et **Sicre, A.,** *Faible virulence des cultures de Leishmania tropica pour le singe (Bonnet chinois). In: Compt. rend. de la Soc. de Biol. Vol. 65. 1908. p. 143.*

963. **Nicolle, Ch., et Sicre, A.,** *Reproduction expérimentale du bouton d'Orient chez le singe. In: C. R. Soc. Biol. Paris. Vol. 64. 1908. p. 1096.*
964. **Novy,** *Successful canine infection with cultures of Leishmania infantum. In: Journ. of the Americ. Med. Assoc. Vol. 51. 1908. No. 17.*
965. **Patton, W. S.,** *Inoculation of dogs with the parasites of Kala-Azar. In: Parasitology. Vol. 1. 1908. p. 311.*
966. **Reinhardt,** *Der Erreger der Orientbeule. In: Zeitschr. f. Hyg. u. Inf. Vol. 62. 1908. p. 49. (Daselbst Literatur über Aleppobeule.)*
967. **Rogers,** *On the development of flagellated organisms from the spleen. Protozoic parasites of cachexial fevers and Kala-Azar. In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 48. 1904. p. 367.*
968. **Row, R.,** *The development of the Parasite of Oriental Sore in cultures. In: Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. Vol. 53. 1909. p. 747—754.*
969. **Thiroux, A., et Teppaz, L.,** *Contribution à l'étude de la lymphangite épizootique des équidés au Sénégal. In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 23. 1909. p. 420—425.*
970. **Werner, H.,** *Ueber Orientbeule aus Rio de Janeiro mit ungewöhnlicher Beteiligung des Lymphgefäßsystems. In: Arch. Schiffs-Trop.-Hyg. Vol. 15. 1911. p. 581.*
971. **Wright,** *Protozoa in a case of tropical ulcer („Delhi Sore"). In: Journ. med. Res. Vol. 10. 1903. p. 472.*

### 10. Schriften über Tsetsefliegen.

972. **Austen,** *A Monograph of the Tsetse flies. London, British Museum, 1903.*
973. **Degen, E.,** *Observations on the life-history of Glossina palpalis. In: Bull. Sleep. Sickn. Comm. Vol. 1. 1909. No. 12. p. 471.*
974. **Grünberg,** *Die blutsaugenden Dipteren. Jena, G. Fischer, 1907.*
975. **Minchin, M. A.,** *Report on the anatomy of the Tsetse-fly. In: Proc. Roy. Soc. B. Vol. 76. 1905. p. 531.*
976. **Roubaud,** *La „Glossina palpalis". Sa biologie, son rôle dans l'étiologie des Trypanosomiases. Thèse de la faculté des sciences. Paris 1909.*
977. **Sander, L.,** *Die Tsetsen. Leipzig 1905 (auch im Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Vol. 9. 1905).*
978. **Stuhlmann,** *Beiträge zur Kenntnis der Tsetsefliege (Glossina fusca und Glossina tachinoides). Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamt. Vol. 26. p. 3.*

### 11. Schriften über Heilmittel gegen Trypanosomen und über allgemeine Ergebnisse der therapeutischen Forschung.

979. **Beck, M.,** *Experimentelle Beiträge zur Infektion mit Trypanosoma gambiense und zur Heilung der menschlichen Trypanosomiasis. In: Arb. Kais. Gesundheitsamt. Vol. 34. 1910. p. 318.*
980. **Boyce** *and* **Breinl,** *Atoxyl and Trypanosomiasis. In: Ann. Trop. Med. and Parasit. Vol. 2. 1908. p. 1. (Enthält einen Ueberblick über die bis jetzt gewonnenen Resultate der verschiedenen Autoren.)*
981. **Ehrlich, P.,** *Die Trypanosomen und ihre Bekämpfung. In: Ber. Senckenberg. Nat. Ges. Frankfurt a. M. 1909. p. 108*—111*.*
982. *— Ueber den jetzigen Stand der Chemotherapie. In: Ber. d. Deutsch. Chem. Ges. Jahrg. 42. Heft 1.*
983. *— Ueber Partialfunktionen der Zelle. In: Münch. med. Wochenschr. 1909. No. 5.*
984. *— Ueber die neuesten Ergebnisse auf dem Gebiete der Trypanosomenforschung. In: Arch. f. Schiffs- u. Trop.-Hyg. Vol. 13. 1909. Beiheft 6. p. 91—116.*
985. *— Chemotherapeutische Trypanosomenstudien. In: Berlin. klin. Wochenschr. 1907. No. 9—12.*
986. *— und* **Shiga,** *Farbentherapeutische Versuche bei Trypanosomenerkrankung. Ibid. 1904. No. 13 u. 14.*
987. **Koch, R.,** *Bericht über die Tätigkeit der deutschen Expedition zur Erforschung der Schlafkrankheit. In: Deutsche med. Wochenschr. Jahrg. 33. 1907. No. 2.*
988. *— Schlußbericht über die Tätigkeit etc. Ibid. No. 46.*
989. **Laveran** *et* **Mesnil,** *Recherches sur le traitement et la prévention du Nagana. In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 16. 1902. p. 785.*
990. **Maja, Antonio,** *Le processus d'involution du trypanosome du Surra après l'injection d'émétique et d'atoxyl. In: Compt. rend. de la Soc. Biol. Vol. 67. 1909. p. 243.*
991. **Mesnil** *et* **Nicolle,** *Traitement des Trypanosomiases par les couleurs de Benzidine. In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 20. 1906. p. 417 u. 513.*
992. *— — Traitement des infections expérimentales à Trypanosoma gambiense. Ibid. Vol. 21. 1907. p. 946.*

998. **Mesnil, Nicolle** *et* **Aubert,** *Recherches sur le traitement des infections expérimentales à Trypanosoma gambiense. Ibid. Vol. 21. 1907. p. 1.*
994. — *et* **Brimont,** *Sur les propriétés des races de Trypanosomes résistantes aux médicaments. In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 22. 1908. p. 856.*
995. — — *Sur les propriétés préventives du sérum des animaux trypanosomiés. In: Compt. rend. Soc. de Biol. Vol. 65. 1908. No. 25. p. 77.*
996. **Moore, Nierenstein** *and* **Todd,** *Concerning the treatment of experimental Trypanosomiasis. In: Ann. Trop. Med. and Parasit. Vol. 2. 1908. p. 265.*
997. **Nissle,** *Blutparasiten und Erythrocytolyse. In: Arch. f. Hyg. Vol. 45. p. 343.*
998. **Schilling, C.,** *Die Ehrlichsche Chemotherapie der Protozoenkrankheiten. In: Therapeutische Monatshefte. Vol. 23. 1909. H. 12.*
998a. **Teichmann** *und* **Braun,** *Versuche zur Immunisierung gegen Trypanosomen. Jena 1912.*
999. **Thiroux** *et* **Laveran,** *Recherches sur le traitement des Trypanosomiases. In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 22. 1908.*
1000. **Thomas, H. Wolferstan,** *Some experiments in the treatment of Trypanosomiasis. In: Brit. Med. Journ. May 1905. Vol. 1. p. 1140.*
1001. — — *The experimental treatment of Trypanosomiasis in animals. In: Proceed. Roy. Soc. B. Vol. 76. 1905. p. 589.*
1002. — *and* **Breinl,** *Trypanosomes, Trypanosomiasis and Sleeping Sickness. Memoir XVI. Liverpool School of Tropical Medicine. 1905.*
1003. **Thomson, S. D.,** *and* **Cushny, A. R.,** *On the action of antimony compounds in Trypanosomiasis in rats: being a Report to a Sick Committee of the Tropical Diseases Committee of the Royal Society. In: Rep. Sickn. Comm. of the Roy. Soc. 1909. No. 10. p. 67—73.*

## 12. Schriften über Bodoninae.

1004. **Alexeieff, A.,** *Formes de passage entre le genre Bodo Ehrenberg et le genre Trypanoplasma Laveran et Mesnil. In: Comp. Rend. de la Soc. de Biol. Vol. 67. 1909. p. 947.*
1005. — *Formes de passage entre le genre Bodo Ehrenberg et le genre Trypanoplasma Laveran et Mesnil. In: Compt. Rend. de la Soc. de Biol. Vol. 67. 1909. p. 649.*
1006. **Bělař, K.,** *Bau und Vermehrung von Prowazekia Josephi n. sp. In: Arch. Protistenk. Vol. 35. 1914. p. 103—118.*
1007. **Gelei, J.,** *Bau, Teilung und Infektionsverhältnisse von Trypanoplasma dendrocoeli Fantham. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 32. 1913. p. 171.*
1008. **Hesse, Ed.,** *Trypanoplasma vaginalis n. sp., parasite du vagin de la Sangsue. In: C. R. Acad. Sc. Paris. Vol. 151. 1910. p. 504 u. 505.*
1009. **Keysselitz, G.,** *Generations- und Wirtswechsel von Trypanoplasma Borelli L. und M. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 7. 1906. p. 1.*
1010. **Kühn, A.,** *Ueber Bau, Teilung und Encystierung von Bodo edax Klebs. In: Arch. Protistenk. Vol. 35. 1915.*
1011. **Léger, L.,** *Sur les Hémoflagellés du Cobitis barbatula L. In: Ann. Université Grenoble. Vol. 17. 1905. p. 92.*
1012. **Martin, C. H.,** *Observations on Trypanoplasma Congeri. In: Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. 55. 1910. Part 3.*
1013. — *Further observations on the intestinal Trypanoplasmas of Fishes, with a Note on the division of Trypanoplasma cyprini in the crop of a Leech. In: Quart. Journ. Micr. Sci. N. S. Vol. 59. 1913. p. 175.*
1014. **Plehn, M.,** *Trypanoplasma cyprini n. sp. In: Arch. Protistenk. Vol. 3. 1903. p. 175.*

## 13. Schriften über Polymastigina.

1015. **Alexeieff, A.,** *Un nouveau Trichomonas à quatre flagelles antérieurs. In: Compt. rend. de la Soc. de Biol. Vol. 67. 1909. p. 713.*
1016. — *Un nouveau Trichomonas à quatre flagelles antérieurs (T. Prowazeki n. sp.). In: C. R. Soc. Biol. Paris. Vol. 67. 1909. p. 712—714.*
1017. — *Les Flagellés parasites de l'intestin des Batraciens indigènes. In: Compt. Rend. de la Soc. de Biol. Vol. 67. 1909. p. 199.*
1018. — *Sur les Flagellés intestinaux des Poissons marins. In: Arch. de Zool. expér. et génér. Vol. 6. 1910. p. 1—10.*
1019. — *Sur les „kystes de Trichomonas intestinalis" dans l'intestin des batraciens. In: Bull. scient. de la France et de la Belgique. Vol. 44. 1911. 7e Série.*
1020. **Bensen, W.,** *Bau und Arten der Gattung Lamblia. In: Zeitschr. f. Infektionskrankheiten. Vol. 61. 1908. p. 109.*

1021. **Blochmann, J.,** *Bemerkungen über einige Flagellaten. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 40. 1884. p. 42.*
1022. **Bütschli, O.,** *Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 30. 1878. p. 205.*
1023. **Dobell, Clifford C.,** *Trichomastix serpentis. In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 51. 1907. Part 3.*
1024. — *On the intestinal Protozoon Parasites of Frogs and Toads. In: Proc. Cambridge Philos. Soc. Vol. 14. 1908. p. 428.*
1025. — *Researches on the intestinal Protozoa of Frogs and Toads. In: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 53. 1909. Part 2. January. p. 201—277.*
1026. **Dolley, D. C.,** *Gangrene of the lung with Trichomonas intestinalis as the only apparent etiologic factor. In: Journ. Americ. Med. Assoc. Vol. 55. 1910. No. 15. p. 1241—1246.*
1027. **Escomel, E.,** *Sur la dysenterie à Trichomonas à Arequipa (Pérou). In: Bull. Soc. Path. exot. Vol. 6. 1913. p. 120.*
1028. **Foà, A.,** *Ricerche intorno a due specie di flagellate parassiti. In: Atti R. Acc. Lincei. Vol. 13. 1904. p. 121.*
1029. **Grassi, R.,** *Intorno ad alcuni protozoi entoparassiti. In: Atti Soc. ital. Sci. nat. Milano. Vol. 24. 1882. p. 1 und Arch. ital. Biol. Vol. 2. 1882. p. 402 u. Vol. 3. 1883. p. 23.*
1030. **Hamburger, Clara,** *Ueber einige parasitische Flagellaten. In: Verhandl. d. Naturhist.-Med. Vereins Heidelberg. Vol. 11. Heft 3. 1911.*
1031. **Klebs** *vgl. No. 567, S. 638.*
1032. **Kofoid, Ch. A.,** *and* **Swezy, Ol.,** *Mitosis and multiple Fission in Trichomonad flagellates. In: Proc. Americ. Acad. Arts and Sci. Vol. 51. 1915. p. 289.*
1033. **Kuczynski, M. H.,** *Untersuchungen an Trichomonaden. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 33. 1914. p. 119.*
1034. **Künstler, T.,** *Observations sur le Trichomonas intestinalis. In: Bull. scient. France et Belgique. Vol. 31. 1898.*
1035. **Laveran** *et* **Mesnil,** *Sur la morphologie et la systématique des flagellés à membrane ondulante. In: C. R. Ac. Sci. Paris. Vol. 133. 1901. p. 131.*
1036. **Mackinnon, D. L.,** *Protists parasitic in the larva of the Crane-fly, Tipula sp. In: Parasitology. Vol. 5. 1912. No. 3.*
1037. — *Studies on parasitic Protozoa. I. The Flagellate Polymastix and its affinities with the Trichonymphida. In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 59. 1913. p. 297.*
1038. — *Studies on parasitic Protozoa. II. (a) The encystment of Rhizomastix gracilis Alexeieff; (b) Tetratrichomastix Parisii n. subgen. n. sp. In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 59. 1913. p. 459.*
1039. **Martin, C. H.,** *and* **Robertson, M.,** *Further observations on the caecal parasites of fowls with some reference to the rectal fauna of other Vertebrates. In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 57. 1911. Part 1.*
1040. **Metzner, R.,** *Untersuchungen an Megastoma entericum aus dem Kaninchendarm. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 70. 1902. p. 299.*
1041. **Parisi, B.,** *Su alcuni flagellati endoparassiti. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 19. 1910. p. 232.*
1042. **v. Prowazek, S.,** *Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. In: Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte. Vol. 21. 1904. p. 1*
1043. — *Zur Kenntnis der Flagellaten des Darmtraktus. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 23. 1911.*
1044. **Raff, S. W.,** *Protozoa parasitic in the large intestine of australian frogs. In: Proc. Roy. Soc. Victoria. Vol. 23. 1911. N. S. Pt. II. p. 586.*
1045. **v. Ratz, St.,** *Trichomonas aus der Leber der Tauben. In: Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. Abt. I. Orig. Vol. 71. 1913. p. 184.*
1046. **Ucke, A.,** *Trichomonaden und Megastomen im Menschendarm. In: Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 45. 1907. p. 231.*
1047. **Wenyon,** *Observations on the Protozoa in the intestine of Mice. In: Arch. f. Protistenk. Suppl.-Bd. 1906. p. 169.*
1048. **de Zulueta, A.,** *Sobre la reproducción de Dinenympha gracilis Leidy. In: Trabajos del Museo nacional de ciencias naturales. Seric Zoologica. No. 23. Madrid 1915.*

*Schriften über Polymastigina sind auch zum Teil unter Hypermastigina angeführt.*

## 14. Schriften über Hypermastigina.

1049. **Comes, S.,** *Lophophora vacuolata (Comes) nuovo genere e nuova specie di flagellato dell' intestino dei termiti. Boll. Accad. Gioenia Sc. nat. Catania (2). 1910. Fasc. 13. p. 11—19.*

1050. **Comes, S.,** *Alcune considerazioni citologiche a proposito del dimorfismo sessuale riscontrato in Dinenympha gracilis Leidy (N. pr.). Ibid. (2). 1910. Fasc. 13. p. 20—29.*
1051. *— Riproduzione e morfologia di Dinenympha gracilis Leidy, flagellato ospite dell' intestino dei Termitidi. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 25. p. 275.*
1052. **Foà,** *Ricerche sulla riproduzione dei Flagellati. II. Processo di divisione delle Triconimfe. Rendic. Atti Accad. Lincei. Scr. 5. Vol. 13. Fasc. 12.*
1053. *— Due nuovi Flagellati parassiti. Ibid. Vol. 14. Fasc. 10.*
1054. *— e* **Grassi,** *Riccrche sulla riproduzione dei flagellati 1. Processo di divisione delle Joenie. In: Rendic. R. Acc. Liucei. Vol. 13. 1904. p. 241.*
1055. **Grassi, B.,** *Intorno ad alcuni Protisti parassiti dei Terwitidi. In: Atti Gioenia Sci. nat. Vol. 18. 1885. p. 464.*
1056. *— Intorno ad alcuni protozoi parassiti delle Termiti. Att. Accad. Gioenia Sci. nat. Catania. Ser. 3. Vol. 18. 1885.*
1057. *— e* **Foà,** *Ricerche sulla riproduzione dei Flagellati. I. Processo di divisione della Joenia e forme affini. Rendic. Atti Accad. Liucei. Ser. 5. Vol. 13. Fasc. 5. 2 sem.*
1058. *— e* **Sandias,** *Costituzione e sviluppo della Società dei Termitidi. Atti Accad. Gioenia Catania 1893. 1896 übersetzt in Quart. Journ. Microscop. Science. Vol. 39, 40.*
1059. **Janicki, C.,** *Untersuchungen an parasitischen Flagellaten. I. Teil. Lophomonas blattarum Stein, L. striata Bütschli. Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 95. 1910. p. 243 bis 315.*
1060. *— Untersuchungen an parasitischen Flagellaten. II. Teil. Die Gattungen Devescovina, Parajoenia, Stephanonympha, Calonympha. — Ueber den Parabasalapparat. — Ueber Kernkonsitution und Kernteilung. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 112. 1915. p. 573—691.*
1061. *— Zur Kenntnis des Parabasalapparates bei parasitischen Flagellaten. In: Biol. Centralbl. Vol. 31. 1911. p. 32.*
1062. *— Contribuzione alla conoscenza di alcuni protozoi della Periplaneta orientalis. In: Rend. R. Acc. Lincei. Vol. 17. Ser. 5. 2. sem. Fasc. 3, p. 140.*
1063. **Kent, W. S.,** *Notes on the infusorial Parasites of the Tasmanian white Ant. Pap. and Proc. Roy. Soc. Tasmania. 1884. Abgedr. in Ann. u. Wag. Nat. Hist. Ser. 5. Vol. 15. p. 450.*
1064. **Leidy, J.,** *The parasites of the Termites. In: Journ. Acc. Nat. Sci. Philadelphia. N. S. Vol. 8. 1877. p. 425.*
1065. *— On intestinal parasites of Termes flavipes. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. 1877.*
1066. **Porter, J. F.,** *Trichonympha and other parasites of Termes flavipes. In: Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge. Vol. 31. 1897. p. 47.*

### 15. Schriften über Distomatina.

1067. **Alexeieff, A.,** *Sur la division de Hexamitus intestinalis Duj. Compt. rend. de la Soc. de Biol. Vol. 65. 1908. p. 402.*
1068. **Bensen, W.,** *Bau und Arten der Gattung Lamblia. In: Zeitschr. f. Infektionskrankheiten. Vol. 61. 1908. p. 109.*
1069. **Klebs, G.,** *Flagellatenstudien. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 55. 1893. p. 265.*
1070. **Kofoid, C. A.,** *and* **Christiansen, E. B.,** *On the life-history of Giardia. In: Proc. of the Nat. Acad. of Scienccs. Vol. 1. 1915. No. 11.*
1071. *— — On Giardia microti sp. nov. from the meadow mouse. In: Univ. Calif. Publications in Zoology. Vol. 16. 1915. p. 23.*
1072. *— — On binary and multiple fission in Giardia muris (Grassi). Ibid. Vol. 16. 1915. p. 30.*
1073. **Swezy, Olive,** *Binary and multiple fission in Hexamitus. In: Univ. Calif. Publications in Zoology. Vol. 16. 1915. p. 71.*

### 16. Schriften über Cystoflagellaten.

1074. **Bütschli, O.,** *Einige Bemerkungen über einige Organisationsverhältnisse der sogenannten Cilioflagellaten und der Noctiluca. Mit einem Beitrag von E. Askenasy. In: Morphol. Jahrb. Vol. 10. 1885. p. 529.*
1075. **Calkins, G. N.,** *Mitosis of Noctiluca miliaris and its bearing on the nuclear relations of the Protozoa and Metazoa. In: Journ. of Morphol. Vol. 15. 1899. p. 711.*
1076. **Doflein, F.,** *Studien zur Naturgeschichtc der Protozoen IV. Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zellteilung. Nach Untersuchungen an Noctiluca*

*und anderen Organismen. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. 14. 1900. p. 1. Auch separat in Zell- und Protoplasmastudien. Heft 1. Jena.*

*1077.* **Hertwig, R.,** *Ueber Leptodiscus medusoides, eine neue, den Noctiluken verwandte Flagellate. In: Jen. Zeitschr. f. Naturw. Vol. 11. 1877. p. 307.*

*1078.* **Ishakawa,** *Vorläufige Mitteilungen über die Konjugationserscheinungen bei den Noctiluken. In: Zool. Anz. Vol. 14. 1891. p. 12.*

*1079.* — *Studies of reproductive elements. II. Noctiluca miliaris Sur., its division and spore formation. In: Journ. Coll. Science. Univ. Tokyo. Vol. 6. Pt. 4. 1894. p. 297.*

*1080.* — *Further observations on the nuclear division of Noctiluca. Ibid. Vol. 12. Pt. 4. 1899. p. 243.*

*1081.* **Kofoid, C. A.,** *Craspedotella, a new genus of the Cystoflagellata, an exemple of convergence. In: Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard. Vol. 46. No. 9. 1905. p. 163.*

*1082.* **Mingazzini, P.,** *Contributo alla conoscenza dei Cistoflagellati: Radiozoum lobatum. In: Ricerche Lab. Anat. Roma etc. Vol. 10. 1904. p. 97.*

*1083.* **Pouchet, M.,** *Sur l'évolution des Péridiniens et les particularités d'organisation, qui les rapprochent des Noctilucques. In: C. R. Ac. Sci. Paris. Vol. 95. 1882. p. 794.*

*1084.* — *Contributions à l'histoire des Noctilucques. In: Journ. Anat. Physiol. Paris. 26. Année. 1890. p. 104.*

*1085.* **Robin, Ch.,** *Recherches sur la réproduction gemmipare et fissipare des Noctilucques. In: Journ. Anat. Physiol. Vol. 14. 1878. p. 563.*

II. Klasse.

## Rhizopoda v. Siebold.

Die Rhizopoden oder Wurzelfüßler verdanken ihren Namen der Eigenschaft, daß ihr Körperplasma wurzelartige Fortsätze ausstreckt, welche die Bewegung vermitteln und durch Umfließen die Nahrung in das Körperinnere aufnehmen. Diese Pseudopodien, ihre Formen und Bewegungsweisen sind im Allgemeinen Teil (S. 32 ff.) ausführlich besprochen worden. Alle Bewegungen der Rhizopoden werden durch das Fließen von Pseudopodien vermittelt, sie dienen auch der Nahrungsaufnahme, indem ihre weiche Substanz das Nahrungsstück allseitig umfließt und so in das Körperplasma aufnimmt. Dieser Tatsache entsprechend ernährt sich denn auch die große Mehrzahl der Rhizopoden holozoisch.

Weit verbreitet unter den Rhizopoden sind Skelettbildungen, welche die zartesten und schönsten Formen annehmen können und welche aus verschiedenartigen Substanzen bestehen. Im Gegensatz zu den Flagellaten kommen bei den Rhizopoden vielkernige Formen nicht selten vor.

Die Größe der Individuen ist sehr verschieden; sie schwankt zwischen wenigen Mikromillimetern und mehreren Millimetern. Kolonienbildung und plasmodiale Verschmelzungen können manchmal erheblich größere Dimensionen verursachen.

Die bisher beschriebenen Fortpflanzungserscheinungen bei Rhizopoden sind sehr mannigfaltig und gestatten keine einheitliche Darstellung. Zweiteilung und multiple Teilung, auch Knospung, sind weit verbreitet. Die geschlechtlichen Vorgänge, welche für Heliozoen am genauesten erforscht sind, ergeben einen großen Gegensatz zwischen diesen und vielleicht den Amöbinen einerseits und den Foraminiferen und Radiolarien andererseits. Es muß ausdrücklich hervorgehoben werden, daß die vor einigen Jahren mit so großen Hoffnungen verfolgten Untersuchungen über geschlechtliche Fortpflanzung bei den Rhizopoden sich nicht in der Weise haben bestätigen und fortführen lassen, wie erwartet wurde. Die Angaben über geschlechtliche Vorgänge bei Amöben sind sehr strittig, diejenigen für Thekamöbinen und Foraminiferen bedürfen dringend der Nachuntersuchung. So können wir denn aus den vorliegenden Untersuchungen keine allgemeineren Schlüsse ziehen. Bei den einzelnen Ordnungen ist der Stand

unserer Kenntnisse dargestellt; kritische Bemerkungen werden auf die zweifelhaften Tatsachen und Annahmen hinweisen.

Seit den ersten Auflagen dieses Werkes bin ich immer für die Annahme eingetreten, daß die Rhizopoden nicht, wie man früher vielfach annahm, die primitivsten Protozoen sind, da sie in Bau und Fortpflanzungserscheinungen über den einfachen Flagellaten stehen. Aber, wie schon die meisten großen Protozoenforscher der letzten Jahrzehnte erkannt und direkt oder durch ihre systematischen Anordnungen zu erkennen gegeben hatten, niedere Mastigophoren und Rhizopoden hängen sehr eng zusammen. Das hat schon Bütschli ausgesprochen und die Einordnung einer Gruppe der Rhizomastiginen an der Basis der Flagellaten oder der Rhizopoden im System verschiedener Autoren nahm ausdrücklich darauf Rücksicht.

Meine eigenen neuen Forschungen und die Resultate einer Anzahl anderer Forscher brachten mir die Ueberzeugung, daß die Chrysomonadinen die niedersten uns bekannten Protozoen sind, von denen die Entwicklung zu den tierischen Mastigophoren auf dem Wege über die Protomonadinen fortschritt. Andererseits scheinen sie aber auch den Ausgangspunkt für die Rhizopoden darzustellen. Viele Chrysomonadinen sind nicht nur von partiell tierischer Lebensweise, sondern geben auch zeitweise oder dauernd die Bewegung der Geißeln auf, um sich durch verschieden gestaltete Pseudopodien kriechend oder schwebend zu bewegen und durch solche ihre Nahrung aufzunehmen. Ja, indem manche solche Formen die Chromatophoren verlieren, machen sie direkt den Schritt der Tierwerdung und werden zu Organismen, die von typischen Rhizopoden nicht unterscheidbar sind (vgl. S. 401 u. 414).

So ist denn anzunehmen, daß die niedrigst stehenden Rhizopoden Anzeichen ihrer Abstammung von Mastigophoren erkennen lassen. Tatsächlich dürfen wir solche in den geißeltragenden Zuständen und Stadien vieler Rhizopoden erkennen. Es gibt nun verschiedene Möglichkeiten, diese Beziehungen im System zum Ausdruck zu bringen. Es ist eine ganze Anzahl von Gattungen bekannt, welche abwechselnd mit Geißeln sich bewegen und Pseudopodien von verschiedener Beschaffenheit bilden. Nach der Beschaffenheit der Pseudopodien nähern sich diese einfachen Formen zum Teil den Amöbinen, zum Teil den Heliozoen. Beiden Gruppen stehen sie auch im sonstigen Bau jeweils nahe. Dazu kommen in den verschiedenen Gruppen der Rhizopoden Formen, welche mit Geißeln versehene Schwärmstadien bilden.

Man könnte vor allem die erstgenannten Formen als „Bistadiales“ zusammenfassen und in verschiedene Unterabteilungen gliedern, welche etwa als Stammformen der übrigen Ordnungen der Rhizopoden zu betrachten wären und den Anschluß an diese vermitteln.

Für den Augenblick scheint es mir praktischer, die zweiphasischen Formen jeweils an den Grund der bestehenden Ordnungen der Rhizopoden einzugliedern, deren primitivste Gattungen sie darstellen. Die Mastigamöben müssen dann eine besondere Ordnung bilden, welche sowohl unter den Mastigophoren neben den Protomonadinen als auch unter den Rhizopoden untergebracht werden kann. Die hohe Ausbildung von Kernapparat, Geißeln und Oberflächenbedeckung rechtfertigt ihre Bezeichnung als besondere Ordnung. Ihre besonderen Beziehungen zu den Amöbinen veranlassen mich, sie als Rhizomastiginen in die Reihe der Rhizopoden einzugliedern.

Letztere Klasse teile ich daher in folgende Ordnungen ein:

1. Ordnung: Amoebina,
2. „ Rhizomastigina,
3. „ Heliozoa,
4. „ Radiolaria,
5. „ Foraminifera,
6. „ Mycetozoa.

Nur die erste und letzte dieser Ordnungen kommen als Parasiten in Betracht. Die Mycetozoen oder Myxomyceten werden zwar meist zu den Protophyten gerechnet; die Art und Weise ihres Parasitismus ließ aber eine Erörterung gemeinsam mit den Protozoen wünschenswert erscheinen.

In der Literatur finden sich wiederholt Angaben über Parasitismus von Angehörigen der anderen Ordnungen. Dieselben haben sich aber meist nicht bestätigt. Ob aber parasitische Rhizopoden von dieser oder jener Ordnung der freilebenden abzuleiten sind, wird immer schwer zu entscheiden sein; denn die Rückbildungen infolge der parasitischen Lebensweise und die Anpassungen an sie werden gerade diejenigen Charaktere verwischen, welche für die betreffende Ordnung bezeichnend sind.

Die äußere Erscheinungsweise eines Rhizopoden ist so sehr von den Lebensbedingungen abhängig, daß sie mit denselben verschwindet. Wie sollte eine kalkschalige Foraminifere in einem kalkfreien Medium, ein Radiolar ohne freies Wasser zum pelagischen Leben existieren? Während die Radiolarien zu einseitig angepaßt sind, um ein parasitisches Leben annehmen zu können, muß ein parasitisches Foraminifer oder Heliozoon notwendigerweise einer Amöbine gleichen, so daß es unmöglich ist, etwaige Parasiten aus den drei letztgenannten Ordnungen scharf auseinanderzuhalten. In welchem Maße das sogar bei einem nicht vollkommen angepaßten Parasiten der Fall ist, wird aus dem unten erörterten Fall der Chlamydophrys stercorea ersichtlich.

## I. Ordnung:

## Amoebina (Ehrenberg).

Unter dem Namen der Amöben fassen wir Protozoen zusammen, welche der beständigen Formveränderung ihres Körpers bei der Bewegung diese Bezeichnung verdanken. Dieselben besitzen im Innern des Plasmaleibes einen oder mehrere Kerne; man unterscheidet mehr oder minder deutlich voneinander getrennt Ekto- und Entoplasma. Die Amöben sind stets nackt, d. h. sie besitzen weder Membranen noch Hüllen oder Gehäuse. Die Fortbewegung geschieht entweder durch Vorwärtsströmen der ganzen Plasmamasse oder durch Aussenden von feineren oder gröberen Pseudopodien.

Die Zugehörigkeit eines Organismus zu den Amöbinen ist schwer zu bestimmen, da sehr viel andere Protozoen in ihrem Lebenszyklus ein amöboides Stadium durchlaufen, und da außerdem in normalen und pathologischen Geweben höherer Tiere amöboide Zellen sehr häufig sind.

Je nach den Arten ist das Protoplasma dünnflüssig oder zäher; auch nach physiologischen oder entwicklungsgeschichtlichen Zuständen

kann die Konsistenz des Plasmas wechseln. Formen mit zähflüssigem Protoplasma bilden meist nur wenige breite Pseudopodien oder fließen, mit der ganzen Masse ihres Körpers gleichsam ein einziges Pseudopodium bildend, vorwärts. Formen mit dünnflüssigem Plasma bilden nicht selten lange, dünne, oft verzweigte Pseudopodien. Stets handelt es sich aber um Lobopodien resp. Filopodien, Rhizopodien kommen nicht vor. Somit kann die Form des bewegten Amöbenkörpers linsenförmig, abgeplattet eiförmig, bandförmig, breit gelappt, fein gelappt, hirschgeweihförmig, sternförmig, baumförmig und ganz unregelmäßig zerschlissen erscheinen (Fig. 31, S. 33). Im Ruhezustand nehmen die Amöben mehr oder minder vollkommene Kugelform an.

Das Konsistenzverhältnis von Ekto- und Entoplasma kann ebenfalls sehr wechselnd sein und ebenso ihr Mengenverhältnis. Es kann bei sehr zähem Ektoplasma sehr flüssiges Entoplasma vorkommen, in anderen Fällen sind beide Schichten fast gleich flüssig. Während in manchen Fällen eine breite Ektoplasmaschicht deutlich erkennbar ist, ist in anderen eine solche überhaupt nicht sichtbar. Manche Amöben besitzen eine so zähe äußerste Schicht des Ektoplasmas, daß

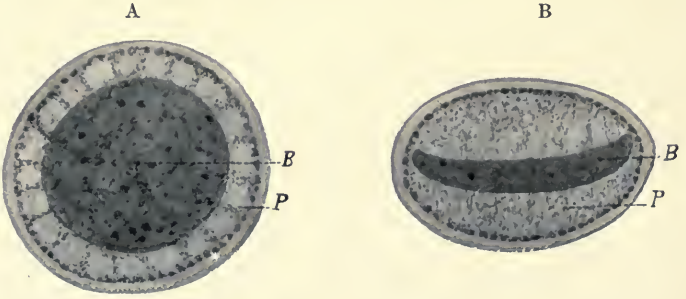



Fig. 648. Kern von Amoeba proteus Ehrbg. A von der Breitseite. B von der Sehmalseite. *B* Binnenkörper. *P* peripheres Chromatin. (Original naeh gefärbtem Präparat.)

sie wie eine pelliculare Hautschicht sich darstellt oder tatsächlich als Pellicula zu bezeichnen ist. Besonders ausgeprägt ist dies bei den Amöben der Gruppe verrucosa und terricola. Bei ihnen können sogar stereoplasmatische Dauerbildungen vorkommen. So zeigt z. B. Amoeba quadrilineata vier Pelliculafalten, welche zu dem an konstanter Stelle angebrachten, von einer ringförmigen Verdickung umfaßten Exkretionsporus der kontraktilen Vakuole verlaufen.

Der Kern der Amöben ist meist von ovalem oder kreisförmigem Umriß, vielfach von oben nach unten stark abgeflacht. Er enthält einen stark färbbaren Binnenkörper, welcher von einem schwächer färbbaren Außenkern umschlossen wird (Fig. 648); letzterer enthält wohl stets die gesamte Chromosomensubstanz. Für immer mehr Amöben ist eine mitotische Teilung des Kerns beschrieben worden. In allen genauer beschriebenen Fällen verläuft die Teilung ohne Auflösung des Kernumrisses, in vielen Fällen bleibt die Kernmembran deutlich erhalten. Dabei funktioniert das Karyosom als intranukleärer Teilungsapparat. In einer Reihe von Fällen sind in letzteren Centriolen beschrieben worden. Im Außenkern finden sich stark färbbare Gebilde, welche sich bei der Teilung des Kerns in vieler Beziehung wie Chromosomen verhalten (Fig. 649). Doch ist ihre Teilung in den

genauer untersuchten Fällen eine Querspaltung. Nicht in allen Fällen sind bisher solche chromosomenähnliche Gebilde nachgewiesen.

Die meisten Amöben sind einkernig, Pelomyxa binucleata und Amoeba diploidea sind zweikernig — ihre beiden Kerne teilen sich genau gleichzeitig — Pelomyxa palustris und andere Formen sind vielkernig. Es ist möglich, daß die kleinen Amöben zum Teil monoenergid sind, während die großen Arten mit einem großen Kern polyenergide Kerne besitzen (vgl. S. 263).

Die Bewegung wird ausschließlich durch die Pseudopodienbildung vermittelt, wobei ein klebriges Sekret zur Befestigung an der Unterlage dient.

Zur Nahrungsaufnahme dienen ebenfalls die Pseudopodien, welche durch Umfließen die Nahrungskörper an beliebigen Stellen der Körperoberfläche ins Plasma aufnehmen.

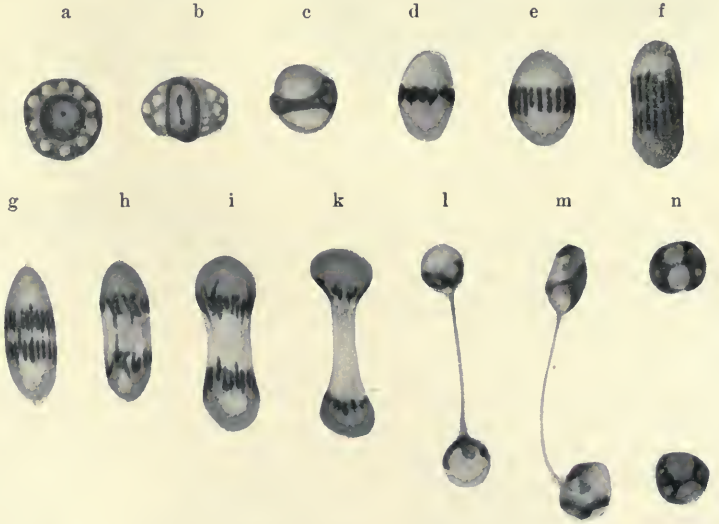



Fig. 649. Vahlkampfia bistadialis Pnschk. a Ruhekern. b—n Teilungsphasen des Kerns. b Streckung des Binnenkörpers; Hantel des „Centriols“ (?). c—d Anordnung der Substanz des Außenkerns zum Aequatorialring. d und e Differenzierung und f—k Teilung der „Chromosomen“. l—n Schlußphasen der Kernteilung. Vergr. 1500. (Nach Kühn und v. Wasielewski.)

Kontraktile Vakuolen sind meist eine, manchmal 2—3 vorhanden; bei parasitischen und marinen Formen fehlen sie in der Regel.

Die kontraktilen Vakuolen werden vom strömenden Entoplasma an die verschiedensten Stellen verschoben. Nur bei Amoeba quadrilineata hat der Exkretionsporus eine konstante Lage und eine morphologisch festgelegte Umgebung.

Die agame Fortpflanzung der Amöben erfolgt durch einfache Zweiteilung nach vorhergegangener Zweiteilung des Kerns. Doch kommt auch multiple agame Teilung vor, wobei entweder frei oder encystiert die Amöbe durch Mitose vielkernig wird, worauf ein Zerfall des Körpers in ebensoviel kleine Amöben, wie Kerne vorhanden sind, erfolgt. Die jungen Amöben weichen nicht selten in Plasmabeschaffenheit und Kernstruktur von den ausgewachsenen Tieren

ab. Nach den neueren Forschungen scheinen alle Amöben die Tendenz zu haben, sich in abgekugeltem oder encystiertem Zustand multipel zu teilen. Meist treten dabei 2, 4 oder 8 Kerne auf (Fig. 651 u. 663).

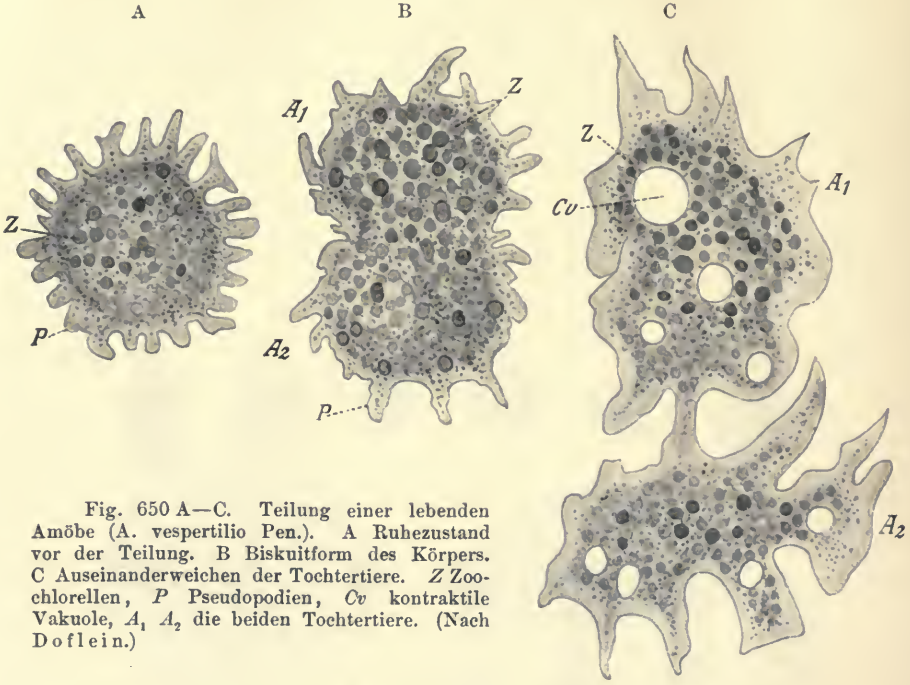



Fig. 650 A—C. Teilung einer lebenden Amöbe (A. vespertilio Pen.). A Ruhezustand vor der Teilung. B Biskuitform des Körpers. C Auseinanderweichen der Tochtertiere. *Z* Zoochlorellen, *P* Pseudopodien, *Cv* kontraktile Vakuole, $A_1$ $A_2$ die beiden Tochtertiere. (Nach Doflein.)

Geschlechtliche Vorgänge sind bei den Amöben mehrfach beschrieben worden. Ich kann keine der vorliegenden Darstellungen als gesichert anerkennen. Am glaubwürdigsten erschien eine Zeitlang die Darstellung Schaudinns einer Autogamie bei Entamoeba coli

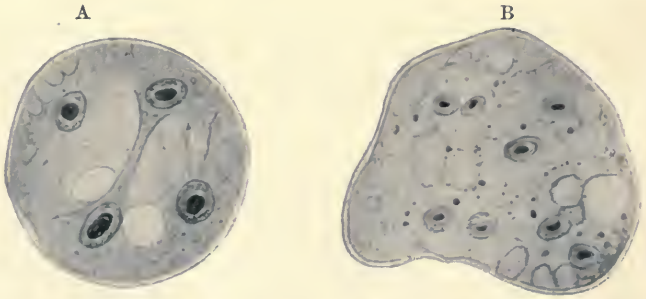



Fig. 651 A u. B. Amoeba vespertilio Pen. Multiple Teilung innerhalb einer temporären Cyste. A Vierkerniger, B achtkerniger Zustand. (Nach Doflein.)

(vgl. S. 225). Meine schon seit jeher vorhandenen Zweifel an der Genauigkeit dieser Beobachtungen haben sich als berechtigt erwiesen. Hartmann hat vergeblich bei Entamoeba coli nach Anzeichen einer Autogamie gesucht. Die sogenannten Autogamiecysten von Entamoeba coli sind multiple Teilungscysten, in denen eine zentrale Va-

kuole auftritt, wie sie bei vielen Dauercysten vorkommt. Die Bilder, welche zur Entstehung der 8 Kerne der Cyste führen, haben zur Verwechslung mit geschlechtlichen Vorgängen Anlaß gegeben.

Weiteren Angaben von verschiedenen Autoren stehe ich auch durchaus skeptisch gegenüber. Einige Beobachtungen weisen auf die Möglichkeit hin, daß aus vielkernig gewordenen Cysten kleine Amöben austreten, die paarweise miteinander verschmelzen. Alle diese Beobachtungen sind aber sehr unvollständig. So hat Mercier zwar bewiesen, daß auch Entamoeba blattae vielkernige Cysten bildet; diese dienen als Infektionscysten; aus ihnen kriechen kleine Amöben hervor, welche nach den Angaben des Autors etwas verschieden sind und kopulieren sollen. Diese Kopulation hat er aber offenbar nur aus konservierten Präparaten erschlossen und nicht im Leben beobachtet. Noch lückenhafter ist das Material Popoffs bei Amoeba minuta. Bei dieser Art sollen auch vielkernige Cysten einkernige Gameten liefern, welche kopulieren. Aber auch in diesem Falle liegt keine direkte Beobachtung vor. Es ist nicht einmal ganz sicher, ob Popoffs Cysten zur selben Art gehörten, wie seine Amöben. Seine Angaben über Bildung der Kerne aus Chromidien sind ganz unbewiesen. So kennen wir nicht einmal Kernvorgänge, welche die Gametennatur der Schwärmer stützten, und wir können mit gutem Recht annehmen, daß es sich nur um Vermehrungscysten handelt.

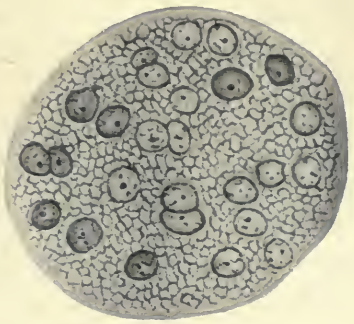


Fig. 652. Vielkernige Cyste von Amoeba minuta. Vergr. 1000. (Nach Popoff.)

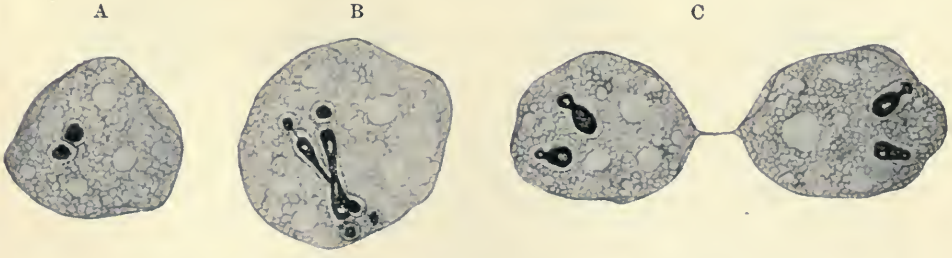



Fig. 653 A—C. Agame Teilung bei Amoeba diploidea H. u. N. A Gewöhnliches zweikerniges Individuum. B u. C Stadien der Teilung. Vergr. 1250. (Nach Hartmann u. Nägler.)

Andere Beobachtungen deuten eher auf echte geschlechtliche Vorgänge, sind aber noch nicht hinreichend geklärt oder unvollkommen erforscht.

So haben Nägler und Hartmann bei Amoeba diploidea, einer eigenartigen zweikernigen Art Kopulationsvorgänge beschrieben. Im freien Zustand vermehrt sie sich, indem die beiden Kerne sich stets simultan teilen, so daß sie immer zweikernig bleibt (Fig. 653 A—C).

Bei der Encystierung vereinigen sich zwei zweikernige Individuen (Fig. 654 A); in jedem derselben verschmelzen die beiden Kerne (Fig. 654 C), worauf sie sich nach Verschmelzung der Zellplasmen aneinanderlagern, aber selber nicht verschmelzen, so daß aus der Cyste wiederum ein zweikerniges Individuum auskriecht (Fig. 654 D). Diese Erscheinungen werden so gedeutet, daß die Gametenkerne während des ganzen vegetativen Lebens in unverschmolzenem Zustand nebeneinander liegen bleiben, um erst unmittelbar vor einer neuen Befruchtung ein Synkaryon zu bilden. An die Synkaryonbildung schließt sich direkt die Reduktion an. Leider sind die cytologischen Strukturen bei diesen sicher bemerkenswerten Vorgängen nicht genau erforscht. Ob wirklich bei diesen sehr kleinen Formen die minutiösen Strukturen, welche für Reduktionskörper erklärt wurden, für solche gehalten werden dürfen, scheint mir nicht einwandfrei bewiesen. Auf jeden Fall handelt es sich in Amoeba diploidea nicht um eine typische Amöbe, eventuell sogar um Zustände einer ferner stehenden Form.

Eigenartige Vorgänge bei einer einkernigen freilebenden Amöbe, Amoeba mira Gl. sind vielleicht auch als Vorstadien der Kopulation zu deuten. Die A. mira schreitet nach einem von dem vege-

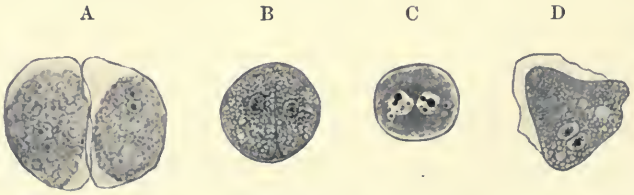



Fig. 654 A—D. Amoeba diploidea H. u. N. Kopulation. A Vereinigung zweier zweikerniger Individuen in einer Cyste. B In jedem der beiden Partner sind die beiden „Gametenkerne" zu einem Synkaryon verschmolzen. C Reduktionserscheinungen. D Ausschlüpfen der befruchteten Amöbe (der Zygote) mit den beiden aneinandergelagerten, aber nicht verschmolzenen Gametenkernen. Vergr. 1250. (Nach Hartmann u. Nägler.)

tativen abweichenden Kernteilungsvorgang in zweikernigem Zustand zur Encystierung (Fig. 655 A u. B). Während der eine Kern zugrunde geht, macht der andere Veränderungen durch, welche auffallend an die Reifungsvorbereitungen von Geschlechtszellen höherer Tiere erinnern (Fig. 655 C—G). Dann teilt er sich in 4 Tochterkerne, von denen wieder 3 zugrunde gehen (Fig. 655 H—L), während der letzte offenbar den Gametenkern darstellt (Fig. 655 M), so daß beim Ausschlüpfen aus der Cyste die Kopulation zu erwarten ist, welche allerdings bisher noch nicht beobachtet worden ist.

Mackinnon hat aus der Larve von Tipula sp. eine Amöbe beschrieben (Loeschia Hartmanni M.), welche im allgemeinen sich genau wie eine Entamoeba verhält und vielkernige Cysten bildet. Einmal wurden vor der Encystierung stehende zweikernige Formen in großer Menge beobachtet. Die Zweikernigkeit wird auf Kopulation zweier einkerniger Gameten zurückgeführt. Gewisse Stadien werden als Kernverschmelzung gedeutet. Doch sind weder Reifungserscheinungen noch andere cytologische Beweise für einen Befruchtungsakt vorhanden. Auch sind die Beobachtungen nur in einem Fall und zwar an konserviertem Material gemacht worden.

Schließlich sei noch hervorgehoben, daß für größere Amöbenformen, so für A. proteus, Gametenbildung ähnlich wie bei Foramini-

feren und Rhizomastiginen beschrieben worden ist. Diese Vorgänge sind bei den Amöben ebensowenig mit Sicherheit erkannt und erforscht, wie bei den genannten anderen Gruppen. Calkins u. a. nahmen an, daß Sekundärkerne im Plasma der Amöbe auftreten und zu den Kernen der Gameten werden. Damit ist die Vielgestaltigkeit der für Amöbinen beschriebenen Kopulationstypen nicht erschöpft. So werden amöboide und flagellentragende Gameten beschrieben etc.

Die Differenzen in den beschriebenen Vorgängen können auf verschiedene Ursachen zurückgeführt werden. Es können erstens un-

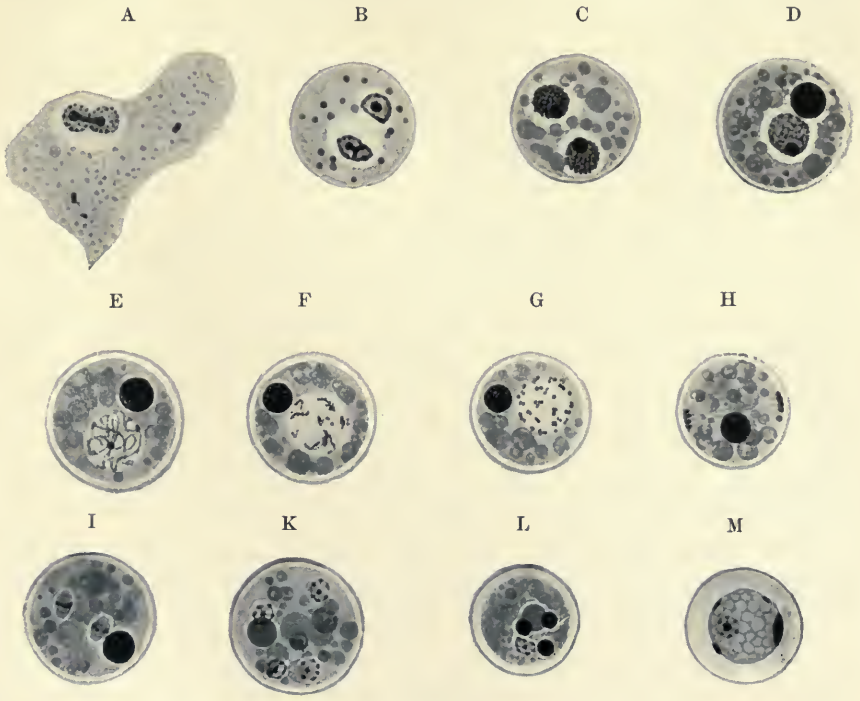



Fig. 655 A—M. Amoeba mira Glaeser. Vorgänge bei der Eneystierung, welche als Vorbereitung zur Befruchtung gedeutet werden müssen. A Eigenartige Form der Kernteilung, von der vegetativen Teilung abweichend. B Abkugelung der zweikernig gewordenen Amöbe. C, D der eine Kern geht zugrunde. E Knäuelstadium des anderen Kerns. F, G Ausbildung von sehr kleinen Chromosomen in Tetradenstellung. H Spindel. I, K durch Teilung entstehen 4 kleine Kerne. L davon gehen 3 zugrunde. M Dauercyste mit 1 Kern und 4 Restkörpern von den 3 kleinen degenerierten Kernen und dem zweiten Kern des Stadiums B, C, D herrührend. (Nach Glaeser.)

richtige Beschreibungen und unrichtige Deutungen vorliegen, zweitens können die Verschiedenheiten ein Ausdruck davon sein, daß in der Ordnung der Amöbinen sehr heterogene Formen vereinigt sind. Schließlich können sie damit zusammenhängen, daß sich in ihnen die Stufen eines Entwicklungsprozesses spiegeln, die etwa von monoenergiden Formen zu solchen mit polyenergiden Kernen führen.

Wir müssen nachdrücklich betonen, daß geschlechtliche Vorgänge bisher mit Sicherheit bei keiner Amöbine nachgewiesen sind.

Zur Biologie der Amöben ist hervorzuheben, daß manche Formen sehr anpassungsfähig sind, doch finden wir im allgemeinen stets bestimmte Formen unter bestimmten Lebensverhältnissen, so daß wir annehmen können, daß die freilebenden Formen äußeren Verhältnissen gegenüber nicht gleichartig reagieren. Die Süßwasser- und Meeresformen finden wir meist im Schlamm oder auf demselben; dabei ziehen manche Formen, wie A. vespertilio, diatomeen- und algenreiches frisches Wasser vor, während A. proteus in bakterienreichen etwas fauligen Gewässern vorkommt und Pelomyxa palustris stark fauligen Schlamm bewohnt. Eine ganze Anzahl Formen ist in feuchtem Sand, in Erde und in Moosrasen gefunden worden, so Amoeba terricola Greeff.

Zahlreiche Arten sind parasitisch und finden sich hauptsächlich in den im Dienste der Ernährung stehenden Hohlräumen des Körpers von Wirbellosen und Wirbeltieren, besonders im Darm. Eine ganze Anzahl von Formen lebt auch im Menschen, wo sie zu gefährlichen Krankheitserregern werden können.

Der verschiedene Aufenthaltsort der Arten hängt zum großen Teil mit der Art ihrer Ernährung zusammen. Viele Arten ernähren sich vorwiegend von Pflanzen (Diatomeen, Algen), andere sind Bakterienfresser, viele fressen vorwiegend Protozoen; so läßt sich A. proteus sehr gut mit Arcellen, Difflugien und vor allem Paramäcien ernähren. Auch alle möglichen kleinen Tiere und Larven, so Würmer, Rotatorien, Cyclopiden und Daphnien werden von manchen Amöben gern gefressen (Amoeba vespertilio, A. Dofleini, s. Fig. 254, S. 253). Auch Kannibalismus, besonders das Auffressen von Jungen oder Cysten der eigenen Art habe ich oft beobachtet. Solche Vorkommnisse haben zu seltsamen Angaben über „innere Knospung", „Embryonenbildung" Veranlassung gegeben.

Die Schlammbewohner, wie Pelomyxa, nehmen den ganzen Schlamm mit seinem Gehalt an lebender und toter organischer Substanz in ihren Körper auf, wobei die brauchbaren Bestandteile verwertet werden.

Eine ganze Reihe von Arten, welche in fauligen Substanzen, in Lohe, in Erde etc. oder halbparasitisch im Darm von Tieren vorkommen, kann man leicht in ziemlich reinen Kulturen auf Agarplatten züchten (vgl. hierzu die Rezepte S. 368); auf denselben ernähren sie sich von den stark wuchernden Bakterien und vermehren sich bei einer Temperatur von 25° C in 1—2 Tagen in üppigster Weise. Nach Frosch fressen sie nur lebende Bakterien (?), wobei sie nicht wählerisch sind und auch pathogene Formen nehmen. Es gelingt sehr leicht, sie mit reinen Kulturen einer Bakterienart zu füttern. In meinem Institut werden in der Regel Bacterium coli oder solche der Fluorescensgruppe verwendet. Daß sie tote Bakterien verschmähen, scheint mir nicht wahrscheinlich. Bestandteile des Nährbodens nehmen sie nicht auf.

In Nährlösungen echte Amöben ohne gleichzeitiges Bakterienwachstum zu züchten, ist bisher noch nicht gelungen. Ob sie flüssig ihnen dargebotene organische Substanzen aufnehmen und verwerten, ist nicht nachgewiesen, aber wohl möglich. Jedenfalls scheint bei den parasitischen Formen der Gattung Malpighiella (s. u. S. 701) saprosmische Ernährung vorzukommen.

Die Parasiten bewohnen vielfach in ähnlicher Weise wie freilebende Amöben als Detritusfresser den Darm ihrer Wirte und werden nur bei Gelegenheit anderer Erkrankungen zu Schädigern derselben. Doch scheint es, daß manche Formen, wie Entamoeba dysenteriae, auch gegen die gesunden Gewebe aggressiv vorgehen und dadurch zu sehr gefährlichen Krankheitserregern werden.

Die parasitischen Formen werden meist nach ihren Wirten unterschieden; doch können wir heute noch keineswegs sagen, bis zu welchem Grad sie von ihnen abhängig sind und ob nicht manche Arten zum Freileben oder zur Uebertragung auf andere Wirte geeignet sind. Durch Experimente ist nachgewiesen, daß die Entamöben des Menschen auch im Darm der Katze gedeihen. Nicht wenige Amöbinen leben im Kot der Tiere; solche Formen pflegen als Cysten den Darm der betreffenden Tiere zu passieren, dessen Säfte wohl lösend auf ihre Cystenwand wirken. So kommen sie manchmal auch im Enddarm und in der Kloake in freiem Zustand vor.

Den äußersten Gegensatz zu der parasitischen Ernährung finden wir bei denjenigen Formen, welche durch Zoochlorelleninfektion unabhängig von einer beständigen Nahrungszufuhr von außen werden. Gruber hat die Amoeba viridis Leidy jahrelang, Doflein die künstlich infizierte A. vespertilio $^3/_4$ Jahr lang gezüchtet. Diese Amöben konnten sich vollkommen ohne weitere Nahrung halten, solange sie im Licht gezüchtet wurden. Die Ernährung erfolgte durch Verdauung der stets nachwachsenden Zoochlorellen.

Da die Amöben noch so wenig erforscht sind, zudem der Zeugungskreis erst von wenigen Formen annähernd vollständig bekannt ist, kann jede systematische Einteilung nur eine provisorische sein. Bei der großen Zahl der unterschiedenen Arten ist es aber notwendig, eine Anzahl von Gattungen jetzt schon zu unterscheiden, wobei der Habitus und Bau der agamen Stadien, sowie die Lebensweise als Grundlage dient.

Ich unternehme einen ersten Versuch einer Einteilung der Amöben in Familien, indem ich sie in folgende drei Gruppen teile:

1. Famile: Bistadiidae,
2. „ Amoebidae,
3. „ Paramoebidae.

### 1. Familie: **Bistadiidae** Doflein.

Die Angehörigen dieser Familie sind durch das abwechselnde Vorkommen einer geißeltragenden und einer geißellosen Phase gekennzeichnet. In letzterer sind sie amöboid beweglich, haben Lobopodien und ernähren sich nach Art von Amöben. Es scheint ein-, zwei- und dreigeißelige Formen zu geben. Teilung ist nur im Amöbenzustand bekannt. Die Formen sind einkernig und haben einen bläschenförmigen Karyosomkern.

#### Gattung: **Vahlkampfia** Ch. u. L. B.

1905 Vahlkampf, E., Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 5. p. 167.
1912 Chatton et Lalung-Bonnaire, Une Amibe limax (Vahlkampfia n. g.) dans l'intestin humain. In: Bull. Soc. Path. Exot. Vol. 5. p. 135.
1914 Kühn, A., und v. Wasielewski, Untersuchungen über Bau und Teilung des Amöbenkerns. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. 38. p. 243.

Unter dem Namen Vahlkampfia werden seit einiger Zeit amöbenähnliche Organismen zusammengefaßt, welche früher als die Gruppe

Fig. 656

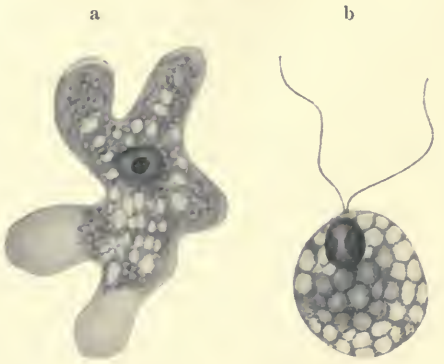



Fig. 657.

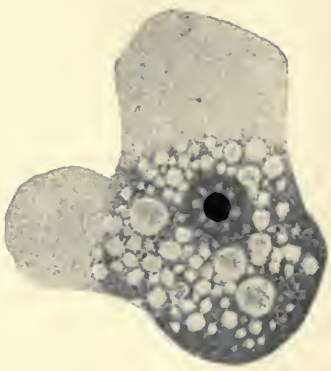


Fig. 656. Vahlkampfia. a Amöboides, b Geißelstadium. Vergr. 800. (Nach v. Wasielewski.)

Fig. 657. Vahlkampfia bistadialis Puschk. im Amöbenstadium. Kern bläschenförmig mit homogenem Binnenkörper und vakuolisiertem Außenkern. Vergr. 1000. (Nach Kühn und v. Wasielewski.)

der Limax-Amöben bezeichnet und als echte Amöben, nahe verwandt mit Amoeba limax Duj. betrachtet wurden. Es sind dies meist kleine

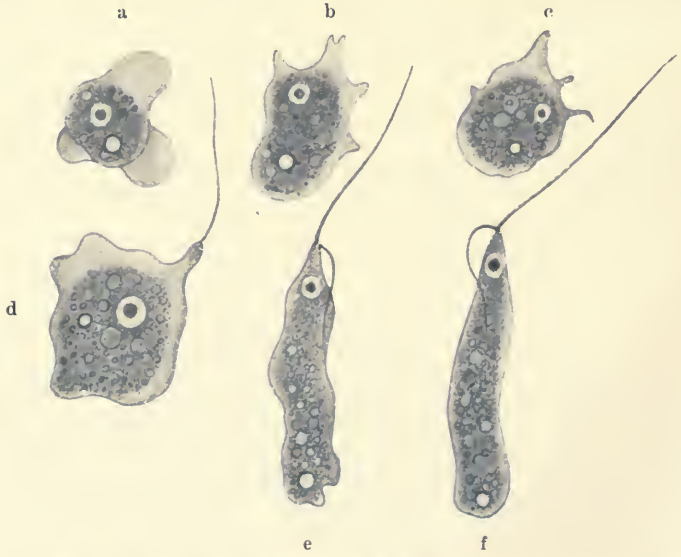



Fig. 658 a—f. Allmähliche Umwandlung einer Vahlkampfia bistadialis Puschk. vom amöboiden zum geißeltragenden Zustand. a—f Beobachtungen an einem lebenden Individuum. (Unpublizierte Abbildungen von Kühn.)

Organismen (Durchmesser 20—100 μ), welche mit lappigen Pseudopodien auf festen Unterlagen kriechen, und sich, vorwiegend in fauligen Gewässern und Infusionen lebend, von Bakterien ernähren. Ihr Körper besitzt eine zarte Oberflächenschicht, deutlich voneinander ge-

trenntes hyalines Ekto- und körniges Entoplasma. In letzterem sind Nahrungsvakuolen und in der Regel eine pulsierende Vakuole enthalten. Ihr Kernbau ist sehr einfach, bläschenförmige Karyosomkerne, wie sie auch bei allen niederen Mastigophoren verbreitet sind, mit jenem Kernteilungstypus, wie er oben S. 660 beschrieben wurde (vgl. Fig. 679).

Sie teilen sich in amöboidem Zustand. Cystenbildung durch Abscheidung einer dünnen Kapselschicht ist bei ihnen vielfach beobachtet.

Besonders bemerkenswert ist ihre Fähigkeit in begeißelten freischwimmenden Zustand überzugehen. Das vollzieht sich, indem der sonst mehr zentral gelegene Kern an die Peripherie des Körpers rückt. Hier treten Basalkörner auf, welche aus sich Geißeln und oft einen

Fig. 659. Fig. 660.

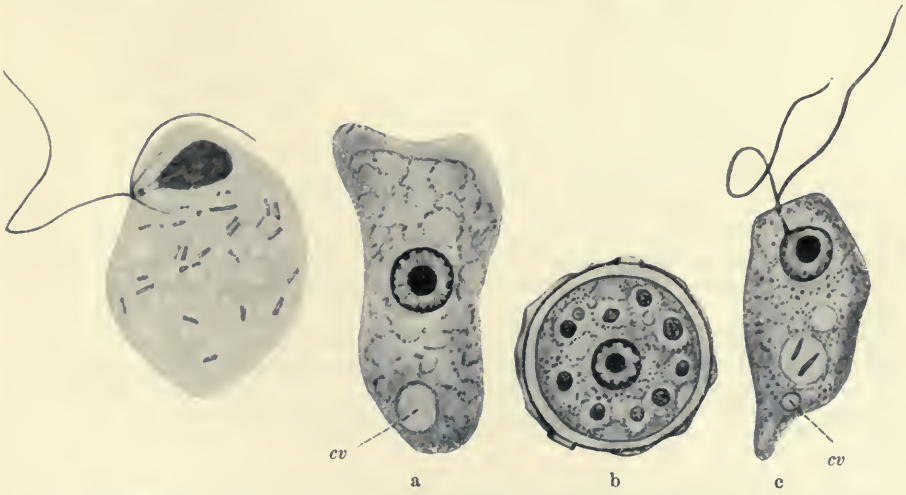



Fig. 659. Vahlkampfia bistadialis Puschk. Bildung des Geißelapparates. Nach gefärbtem Präparat. (Unpublizierte Abbildung von Kühn.)

Fig. 660 a—c. Vahlkampfia punctata (Dangeard). a Amöbenstadium, b Cyste, c Flagellatenstadium, *cv* kontraktile Vakuole. (Nach Alexeieff.)

sie mit dem Kern verbindenden Rhizoplastapparat hervorgehen lassen (Fig. 658). Der Vorgang vollzieht sich in kurzer Zeit (etwa $^1/_2$ Stde.), beim Uebergang aus einem festen Substrat, also etwa einem künstlichen Kulturboden oder einer Kahmhaut in ein flüssiges Medium. Welche ursächlichen Zusammenhänge da vorliegen, ist noch unbekannt. Aus dem Flagellatenzustand kann auch Uebergang in den Amöbenzustand erfolgen (Fig. 661).

Im geißeltragenden Schwärmerzustand ist noch keine Teilung beobachtet worden.

Die scheinbar zahlreichen Arten gehören offenbar zur kosmopolitischen Tümpel- und Infusionsfauna, deren Cysten, frei oder noch häufiger an Gras und anderen Pflanzen haftend nach erfolgter Austrocknung durch den Wind verbreitet werden. Ich nenne folgende Arten: Vahlkampfia bistadialis Puschkarew (Fig. 657, 658 u. 659), V. punctata (Dangeard, Fig. 660).

Eine weitere Art ist Vahlkampfia soli Mart. und Lew., von Martin und Lewin aus angebautem Boden gezüchtet (Fig. 661).

Wahrscheinlich zu den Bistadiiden zu rechnen ist Trimastigamoeba philippinensis Whitmore (Fig. 662), eine 16—18 μ große

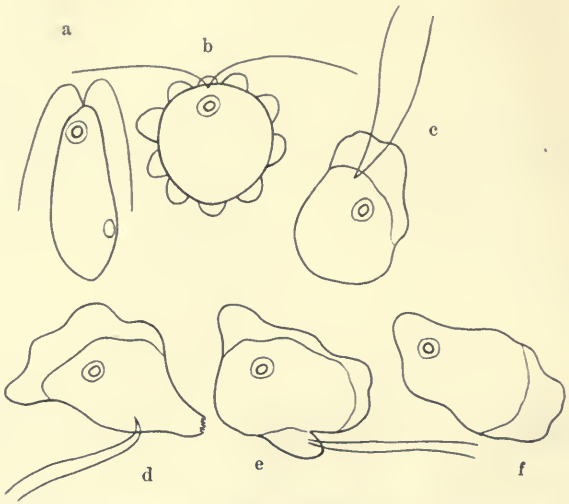



Fig. 661 a—f. Vahlkampfia soli Mart. u. Lew. a—f Umwandlung des Flagellatenzustandes in den Amöbenzustand. Nach dem Leben. (Nach Martin und Lewin.)

Form, mit breiten, lappigen Pseudopodien und einer kontraktilen Vakuole; ein Karyosomkern vorhanden. Teilung im amöboiden Zustand. Der Flagellatenzustand ist dreigeißelig, 2 Schwimm- und eine Schleppgeißel. Dauercysten bekannt. Gefunden in Manila.

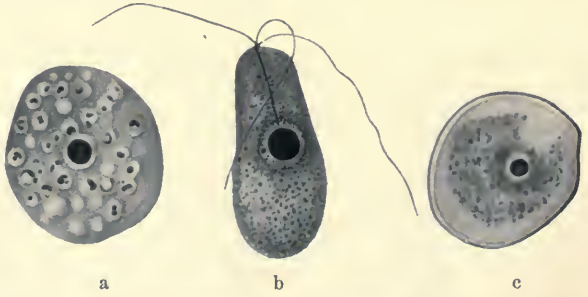



Fig. 662 a—c. Trimastigamoeba philippinensis Whitm. a Amöboider Zustand, b Flagellatenstadium, c Cyste. Vergr. 1000. (Nach Whitmore.)

## 2. Familie: **Amoebidae** n. fam.

Die Familie umfaßt die Formen, welche man als typische Amöben zu betrachten pflegt. Es sind Arten, welche als bewegliche Organismen, soweit Beobachtungen vorliegen, Pseudopodien als Bewegungsorgane benutzen. Geißeltragende Stadien oder Phasen sind bei ihnen nie beobachtet worden.

Die Amöbiden sind ein- oder mehrkernig, manche vielkernig. Bei den kleineren ein- oder wenigkernigen Formen ist der Kern ein bläschenförmiger Karyosomkern, dessen Teilung unter Tätigkeit des Karyosoms als Teilungsapparat verläuft. Bei den größeren Formen ist der Binnenkörper des Kerns wabig gebaut. Seine Teilung ist noch nicht genauer erforscht.

Die Fortpflanzung erfolgt durch Zweiteilung, wobei die Kernteilung der Körperteilung vorausgeht. Alle Amöben scheinen auch die Fähigkeit zu haben, in abgekugeltem Zustand in mehrere Teilstücke zu zerfallen, nachdem sie vorher durch mehrere Kernteilungen vielkernig geworden sind.

Sie bilden auch ein- oder vielkernige Dauercysten. Bei manchen Formen enthalten diese eine mehr oder weniger konstante Kernzahl.

Die meisten Amöbiden ernähren sich rein tierisch, nur eine Gattung saprosmisch.

Zur Familie der Amöbiden rechnen wir die Gattungen:

Amoeba,
Entamoeba,
Pelomyxa und
Malpighiella.

Genauere Erforschung wird wohl zu einer Aufstellung einer weiteren Anzahl von Gattungen führen.

Die geographische Verbreitung der Amöben ist noch sehr wenig klargestellt, was mit der Unsicherheit der Amöbensystematik zusammenhängt. Die Süßwasserformen scheinen kosmopolitisch zu sein. Die marinen Formen sind bisher fast nur in den europäischen Gewässern untersucht und da noch sehr mangelhaft. Die parasitischen Formen des Menschen scheinen ihre Hauptverbreitung in den warmgemäßigten und heißen Gegenden der Erde zu haben.

## Gattung: **Amoeba** Ehrenberg.

In dieser Gattung werden Formen von sehr verschiedenartigem Aussehen zusammengefaßt, deren Zusammengehörigkeit sich aber auf Grund unserer heutigen Kenntnisse weder beweisen noch widerlegen läßt, da wir von kaum einer einzigen die vollständige Lebensgeschichte kennen. Wir vereinigen in der Gattung Amoeba alle freilebenden, nackten einkernigen[1]) Amöbinen ohne Glanzkörper, aber mit kontraktiler Vakuole; es gibt sehr große (bis 600 μ) und sehr kleine (6 bis 10 μ) Amoeba-Arten, solche mit ganz geringer Pseudopodienbildung und solche, bei denen der ganze Körper in zahlreiche feine Verästelungen geteilt ist.

Das Plasma ist sehr verschieden in Färbung, Lichtbrechung, Konsistenz und Inhaltsgebilden. Der Kern zeigt meist deutlich Binnenkörper und periphere Substanz.

Die Ernährung der Amoeba-Arten ist eine sehr verschiedenartige; stets erfolgt sie aber durch Aufnahme fester Körper, also Detritus, Schlamm, tote und lebende Pflanzen und Tiere oder deren Teile. Die einzelnen Amöbenarten sind zwar sehr anpassungsfähig an wechselnde

1) Wir schließen hier vorläufig die A. diploidea H. und N. ein, welche während ihres ganzen vegetativen Lebens zweikernig ist, da erst abgewartet werden muß, ob sie nähere Beziehungen zu den echten Amöben besitzt.

Lebensbedingungen, doch gedeihen die meisten Formen besonders gut unter speziellen Lebensbedingungen, z. B. Amoeba proteus in fauligem, bakterienreichem Wasser, A. verrucosa und vespertilio in klarem Wasser, zwischen Algen und Diatomeen. Andere Formen, wie A. crystalligera, sind Bewohner des Meerwassers.

Die freilebenden Amöben des Süßwassers scheinen meist kosmopolitisch verbreitet zu sein.

Die Amöbenarten werden meist nach ihrer Pseudopodienform, dem Zähigkeitsgrad von Ekto- und Entoplasma, den Einschlüssen des letzteren, sowie der Form des Kerns charakterisiert. Alle diese Merkmale können mit den Lebensverhältnissen variieren, und zwar innerhalb sehr weiter Grenzen. Trotzdem gelingt es, eine größere Anzahl von Arten der Gattung zu unterscheiden, wenn auch alizuviele Formen mit besonderen Namen belegt worden sind. Aus der großen Fülle beschriebener Arten greifen wir einige besonders gut charakterisierte Formen heraus, welche in der Literatur öfter genannt sind, dem Studierenden oft in der Natur begegnen mögen und auch aus verschiedenen Gründen theoretisches Interesse besitzen.

### 1. **Amoeba proteus** Pallas.

1755 Der kleine Proteus Rösel von Rosenhof.
1766 Volvox proteus Pallas.
1879 Amoeba proteus (Rös.) Leidy. Freshwater Rhizopods of North America. In: U. S. Geol. Survey of the Territories. Vol. 12.
1902 Amoeba proteus (Rös.) Penard, E., in: Faune Rhizopodique du Bassin du Leman. p. 57.

Diese schöne, große Amöbenart ist eine der bestcharakterisierten Formen und ist in der Literatur außerordentlich oft als Musterbeispiel für die Amöben erwähnt.

Amoeba proteus gehört zu den großen Amöben; sie erreicht oft einen Durchmesser von 200—500 μ. Die Art ist ausgezeichnet durch zahlreiche, dicke, stumpfe Pseudopodien, welche oft den größten Teil des Körpers ausmachen. Ihr Plasma ist glasig bis milchigweiß gefärbt, deutlich in Ektoplasma und Entoplasma getrennt, welch letzteres durch Nahrungskörper und vor allem durch zahllose kleine Exkretionskristalle dunkel, fast schwärzlich gefärbt sein kann. Es ist im gewöhnlichen Leben nur ein Kern vorhanden, welcher ein sehr charakteristisches Aussehen besitzt; er ist ungefähr linsenförmig gestaltet und zeigt eine sehr auffallende Anordnung der großen Chromatinbrocken in peripherer Substanz und Binnenkörper (s. Fig. 648, S. 660). Die Kernteilung ist als Mitose beschrieben.

Das dünnflüssige Entoplasma enthält oft sehr zahlreiche große Nahrungs- und Flüssigkeitsvakuolen. Es ist regelmäßig eine kontraktile Vakuole vorhanden.

Die Vermehrung geht durch Teilung vor sich, welche in abgekugeltem Zustand erfolgt und zwar fast immer als Vierteilung, seltener als Zweiteilung. Die Kernteilung geht der Körperteilung oft lange voran; die vierkernigen Stadien teilen sich plasmotomisch in 4 Amöben. Die abgekugelten Teilungsstadien sind hüllenlos. Ueber geschlechtliche Vorgänge ist nichts bekannt. Plasmogamie mit gleichzeitiger Abkugelung ist häufig, doch wird sie meist nach kurzer Zeit wieder aufgehoben.

Eigentümliche Vermehrungsvorgänge hat Scheel (1899) für diese Amöbe beschrieben. Viele Individuen encystieren sich in enger Nachbarschaft; die Cystenhüllen sind vielschichtig und derb. Die ein-

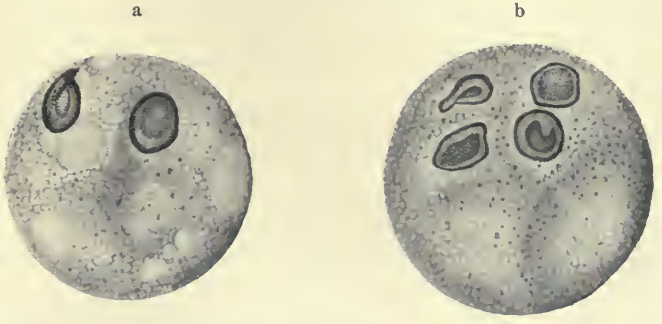



Fig. 663 a u. b. Amoeba proteus Pall. Vermehrungsstadien in abgekugeltem Zustand. a Zweikernig, b vierkernig. Vergr. 800. (Nach Doflein.)

kernigen Individuen wandeln ihre Kerne in der Cyste in verästelte chromidienähnliche Stränge um, welche schließlich in zahlreiche kleine Kerne zerfallen. Jeder derselben umgibt sich mit einer kleinen Plasma-

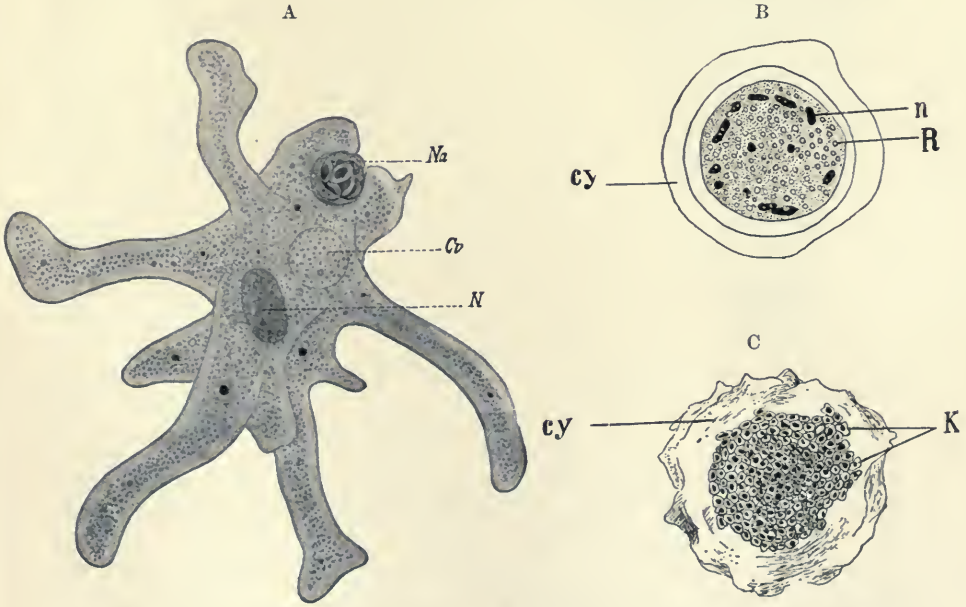



Fig. 664 A—C. A Amoeba proteus, einen Nahrungskörper (*Na*), einen Haufen kleiner Algen umfließend. *Cv* kontraktile Vakuole. *N* Kern. (Orig. nach dem Leben.) B kürzlich encystiertes Tier mit einigen Kernfragmenten. *cy* Cystenhülle. *n* Kern. *R* Reservesubstanz. C Cyste mit zahlreichen jungen Amöben, welche sich zum Ausschlüpfen anschicken. *cy* Cystenhülle. *K* junge Amöben. (Nach Scheel.)

masse, welche zu einer kleinen Amöbe wird, deren 200—250 die Cyste verlassen. Die jungen Individuen der A. proteus haben radiär ausstrahlende, fein zugespitzte Pseudopodien.

A. proteus kommt am Grund stehender Süßwasseransammlungen, besonders von Teichen und Tümpeln häufig vor; am besten gedeiht sie in leicht fauligen bakterienreichen Gewässern. In Uhrglaskulturen ist sie leicht zu züchten. Doch erfordert ihre Fütterung große Aufmerksamkeit. Sie frißt große Mengen von Algen, Bakterien, Arcellen und anderen Thalamophoren, sowie Infusorien. Ein Individuum von A. proteus ist imstande, mehrere Paramäcien zu fangen und zu bewältigen.

Die Art ist in Europa und Amerika gefunden worden. Eine genaue Feststellung ihrer Lebensgeschichte ist sehr erwünscht.

### 2. **Amoeba verrucosa** Ehrenberg.

1838 Ehrenberg, Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Berlin.
1898 Rhumbler, Analyse der Lebenserscheinungen der Zelle. I. In: Arch. f. Entwicklungsmech. Vol. 7. p. 103.

Fig. 665. Amoeba verrucosa Ehrbg. Habitusbild. (Nach Glaeser.)

A. verrucosa ist viel kleiner als Proteus: 80—100 μ. Es ist eine träge Form mit dickflüssigem Ektoplasma und dicker Hautschicht. Sie ist gelblich bis weißlich durchsichtig, von einfachen Umrissen mit wenig kurzen Pseudopodien, welche lamellenförmig, abgerundet sind und vielfach dem Tier ein faltiges oder schrumpliges Aussehen verleihen.

Der Kern ist relativ groß, oval bis rundlich; er besitzt einen sehr stark färbbaren Binnenkörper, einen exzentrischen Nucleolus und schwach färbbare, zarte periphere Substanz. Das Entoplasma weist meistens nicht sehr viele Vakuolen auf. Eine kontraktile Vakuole ist stets vorhanden.

Die Teilung von Kern und Plasma ist neuerdings durch Glaeser untersucht worden.

Häufig in algenreichen Gewässern; frißt Diatomeen etc. Beschrieben aus Deutschland und Nordamerika.

Der Amoeba verrucosa steht eine ganze Gruppe von Amöben nahe, welche durch dicke, zähe, bei der Bewegung faltenbildende Pellicula ausgezeichnet sind. Sie kommen nicht selten in Moor und feuchter Erde vor. Zu ihnen gehört die A. terricola Greeff, in die Nähe wird auch die eigenartige, oben behandelte, zweikernige, A. diploidea H. und N. gestellt.

### 3. **Amoeba crystalligera** Gruber.

1884 Gruber, A., Amöbenstudien. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 41. p. 219.
1894 Schaudinn, F., Ueber Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei A. crystalligera Gruber. In: Sitzungsber. der K. Pr. Akad. d. Wiss. Berlin. p. 1029.

Diese kleine marine Amöbe führe ich deswegen an, weil sie zu den wenigen Amöben gehört, deren Teilungsvorgang genauer studiert

worden ist. Der Umriß des Tieres ist ein einfacher, da nur wenige breite bruchsackförmige Pseudopodien gebildet werden. Die Größe beträgt 50—80 μ. Entoplasma und Ektoplasma sind nicht immer deutlich voneinander geschieden. Das Entoplasma ist von blassen Körnchen und zahlreichen rechteckigen Kristallplättchen erfüllt, welch letztere dem Tier seinen Namen verschafft haben; sie können eine Größe von 7—8 μ erreichen. Eine kontraktile Vakuole wird von Gruber erwähnt (?).

Besonders charakteristisch ist der kugelige, 10—20 μ im Durchmesser aufweisende Kern, dessen Binnenkörper sehr schwach färbbar ist, während die periphere Zone sehr chromatinhaltig ist.

Nur die gewöhnliche Zweiteilung ist bisher bekannt, bei welcher das Tier sich einfach durchschnürt; der Kern teilt sich in der Weise, daß Binnenkörper und periphere Substanz sich beide in die Länge strecken und durchschnüren, ohne daß es in einem der Teile zur Bildung einer mitotischen Figur käme.

Meerwasser. Ostsee. Mittelmeer.

### 4. Amoeba vespertilio Penard.

1902 Penard, E., Faune rhizopodique du Bassin du Léman. Genf.
1907 Doflein, in: Arch. f. Protistenkunde. Suppl.-Bd. 1. p. 251.

Diese äußerst vielgestaltig auftretende Amöbe, die durchschnittlich 200—300 μ mißt, gehört zu den häufigen Süßwasserformen. Sie zeigt in der Bewegung meist dreieckig-spitzige, zipfelförmige Pseudopodien, in der Ruhe radiär ausgestreckte, oft lange, dünne Pseudopodien. Der Kern ist rundlich; er enthält einen kugeligen Binnenkörper. Die Zweiteilung wird durch eine kugelige Zusammenziehung des Körpers eingeleitet, bei welcher die langen Pseudopodien verschwinden und durch zahlreiche zottenförmige Fortsätze ersetzt werden. Bei der Kernteilung teilt sich zuerst der Binnenkörper. Nach erfolgter Kernteilung erfolgt die Zweiteilung des Körpers oft erst nach längerer Zeit.

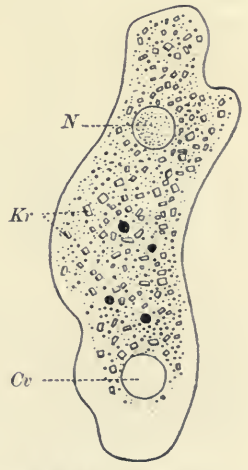



Fig. 666. Amoeba crystalligera Gr. Habitusbild. *N* Kern. *Cv* kontraktile Vakuole. *Kr* Kristalle. (Nach Gruber.)

Ruhecysten sind kugelig mit dünner gallertiger Membran; außerdem ist multiple agame Teilung beobachtet, bei welcher die abgekugelten, oft von einer gallertigen Hülle umschlossenen Amöben durch wiederholte Kernteilung 8-kernig werden, worauf Zerfall des Amöbenkörpers in 8 junge Amöben erfolgt.

Die Art ist in Deutschland und der Schweiz in Sumpf- und in Moorwasser gefunden worden.

### 5. Amoeba limax.

Unter dem Namen von Amoeba limax werden in der Literatur eine Anzahl von Amöben zitiert, welche wahrscheinlich ganz verschiedenartiger Natur sind. Zum Teil bilden sie eine Gruppe zusammengehöriger Organismen, welche in fauligen Flüssigkeiten (In-

fusionen, Kot etc.) weit verbreitet sind, zum Teil handelt es sich um Stadien und Zustände von ganz differenten Organismen, welche die einfache Form der A. limax annehmen können. Sie alle sind dadurch charakterisiert, daß sie bei der Vorwärtsbewegung eine fingerförmige Gestalt annehmen. Für einzelne hierher gehörige Formen sind Angaben über Fortpflanzung, Cystenbildung etc. durch Vahlkampf, Hartmann u. a. gegeben worden (vgl. oben S. 667 unter Bistadiidae).

Hervorzuheben ist, daß die hierher gehörigen Formen vielfach halbparasitisch vorkommen, daß man sie besonders leicht aus Faeces des Menschen und von verschiedenen Tieren züchten kann. Wahrscheinlich passieren sie, da sie eigentlich freilebenden Formen zuzurechnen sind, nur im encystierten Zustand den Darm, um im Enddarm oder in den bereits abgesetzten Faeces auszuschlüpfen. Hierher zu rechnen ist z. B. Amoeba lacertae (Hartm.). Ferner gehört in die Nähe die einzige bisher beschriebene ektoparasitische Amöbe A. mucicola Chatton, eine wahrscheinlich fakultativ parasitische Form von den Kiemen mariner Fische. Merkwürdig ist die große Verschiedenheit im Teilungstypus der Kerne bei den hierher gerechneten Amöben, was doch darauf hinweist, daß sie nicht so ganz nahe zusammengehören (vgl. A. limax nach Vahlkampf, A. diplomitotica nach Aragao, A. lacertae, A. Froschi, A. hyalina Dang. nach Hartmann). Wahrscheinlich sind zahlreiche dieser Arten zur Gattung Vahlkampfia zu ziehen; doch sind begeißelte Stadien vielfach noch nicht beobachtet (vgl. S. 667).

## Gattung: **Entamoeba** Leidy.

1897 Casagrandi u. Barbagallo, in: Annali d'Igiene sperimentale. Vol. 7. p. 103.
1903 Schaudinn, in: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt. Vol. 19. p. 563.

Die Gattung Entamoeba ist noch unvollkommen charakterisiert und abgegrenzt. Sie dient praktischerweise vorläufig zur Aufnahme aller derjenigen im Innern von anderen Tieren lebenden Rhizopoden, welche mit lappigen Pseudopodien versehen sind, nackten Leib besitzen, während ihres ganzen vegetativen Lebens amöboide Beweglichkeit aufweisen und mit Hilfe von Dauercysten sich verbreiten. Auch in Kernbau und Vermehrungsweise zeigen die bis jetzt genauer untersuchten Entamöben bemerkenswerte Uebereinstimmungen. Vielleicht werden allerdings im Laufe weiterer Untersuchungen diese Merkmale sich als mit freilebenden Formen gemeinsam erweisen.

Die in verschiedenen Tieren gefundenen Darmamöben scheinen sich nach den bisher vorliegenden Beschreibungen nicht sehr auffallend voneinander zu unterscheiden. Es ist daher sehr wohl möglich, daß eine spätere Zeit viele von ihnen als Formen erkennen wird, welche mehreren Wirten gemeinsam sind. Es ist diese Annahme um so naheliegender, als es z. B. experimentell gelingt, Darmamöben des Menschen auf Katzen zu übertragen. Aber vorläufig müssen wir, um Verwirrungen zu vermeiden, die einzelnen Formen auseinanderhalten, soweit sie in der Natur bei einem besonderen Wirt gefunden werden und solange ihre Uebereinstimmung mit anderen Arten nicht einwandfrei nachgewiesen ist.

### 1. Entamoeba coli (Lösch emend. Schaudinn).

1875 Lösch, F., Massenhafte Entwicklung von Amöben im Dickdarm. In: Virchows Arch. f. patholog. Anat. Vol. 65. p. 196.
1879 Grassi, I protozoi parassiti e specialmente quelli chi sono nel uomo. In: Gaz. Med. ital. Lombardia. p. 445.
1882 Grassi, Intorno ad alcuni protiste endopar. ed appartenenti alle classi etc. In: Atti Soc. ital. Sci. nat. Milano. Vol. 24. p. 135.
1893 Schuberg, Die parasitischen Amöben des menschlichen Darms. In: Centralbl. f. Bakt. Vol. 13. p. 598, 654, 701.
1897 Casagrandi e Barbagallo, Entamoeba hominis etc. In: Ann. Ig. sperim. Vol. 5. p. 103.
1903 Schaudinn, F., Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. In: Arb. a. d. K. Gesundheitsamt. Vol. 19. p. 647.
1905 Kartulis, Die Amöbendysenterie. In: Kolle u. Wassermann, Handb. d. pathog. Mikroorg. I. Erg.-Bd. p. 347.
1913 Hartmann, Morphologie und Systematik der Amöben. Ibid. Bd. 7. 2. Aufl. p. 632.

Entamoeba coli hat in der Regel einen einfach gestalteten, wenig gelappten Umriß; sie ist glasartig durchscheinend, gelblichweiß (nach Craig blaßgrau) gefärbt, soweit nicht Inhaltskörper den Farbton beeinflussen, ihr Plasma ist stark lichtbrechend.

Die Größe von E. coli wird von den ver-

Fig. 667. Entamoeba coli (Lösch em. Schaudinn). a Freie Amöbe, b Teilungscyste, c fertige Dauercyste mit 8 Kernen. Vergr. 1300. (Nach Hartmann.)

schiedenen Autoren sehr verschieden angegeben. Während die jungen Individuen 5—15 μ im Durchmesser haben, scheinen die erwachsenen Individuen bis 70 μ zu messen. Größen darüber werden nicht angegeben; 20—40 μ scheinen die Durchschnittsgrößen zu sein. E. coli ist also — verglichen mit den oben beschriebenen freilebenden Amöben — eine recht kleine Amöbenart.

Das Plasma von E. coli ist schwach granuliert, deutlich alveolär gebaut. Bei der ruhenden Amöbe erkennt man keine Sonderung in Ektoplasma und Entoplasma; sobald aber das Tier sich in Bewegung setzt, tritt eine solche, wenn auch nicht sehr deutlich, hervor; die einfachen, breitlappigen Pseudopodien, deren nur 1—3 in der Regel gebildet werden, bestehen aus hyalinem, im Verhältnis zum jetzt sich sondernden Entoplasma relativ schwach lichtbrechendem Ektoplasma; im gefärbten Präparat ist letzteres ebenfalls stets viel blasser als ersteres. Die Pseudopodien bestehen stets aus leichter flüssigem Protoplasma als bei E. dysenteriae.

Der Kern ist bläschenförmig und kugelig gestaltet. Eine derbe, doppelt konturierte Kernmembran ist vorhanden; im Zentrum finden

sich ein oder mehrere Klumpen aus Plastin und Chromatin, welche zusammen wohl dem Binnenkörper der anderen Amöben entsprechen, in guten Präparaten ist ein kleines Karyosom erkennbar; es soll oft spindelförmig sein (Fig. 667 a). Das periphere Chromatin ist auf dem feinen achromatischen Gerüst im peripheren Teil des Kerns so verteilt, daß es in der Nachbarschaft der Kernmembran eine dichtere Anhäufung bildet. Das Bild des Kerns kann im feineren Bau sehr mannigfaltig sein.

Im Plasma sind je nach den physiologischen Zuständen vielfach zahlreiche Vakuolen vorhanden; eine kontraktile Vakuole ist jedoch nicht nachgewiesen.

Die Ernährung erfolgt durch Aufnahme von allerhand Bestandteilen des Darmbreies: Speisereste, Schleim, Kokken und andere Bakterien etc., dagegen nie roter Blutkörperchen.

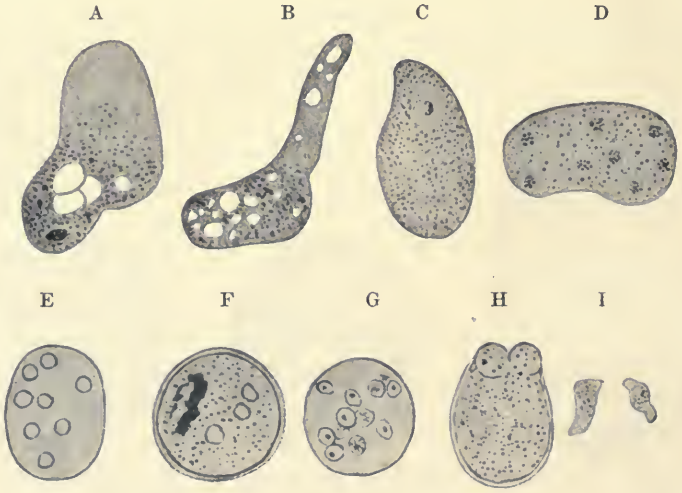



Fig. 668 A—I. Entamoeba coli (Lösch). A—C Verschiedene Formen der freien Amöbe. D 8-kerniges Stadium. E—G Cysten mit verschiedenen Kernzahlen. H Sich öffnende Cyste. I Auskriechende junge Amöben. Vergr. 500. (Nach Casagrandi und Barbagallo.)

Die agame Vermehrung geht in ähnlicher Weise wie wir dies oben für A. vespertilio kennen lernten, entweder durch einfache Zweiteilung oder durch multiple Teilung vor sich. Die Kernteilung scheint ähnlich wie bei den Vahlkampfien als einfache Mitose zu verlaufen. Genaue Angaben liegen noch nicht vor.

Die multiple Teilung führt in der Regel zur Bildung von 8 Tochterindividuen. Schaudinn hatte wohl irrtümlich einen multiplen Zerfall des Kerns in 8 Tochterkerne beschrieben; nach neueren Untersuchungen entstehen die 8 Tochterkerne durch wiederholte Zweiteilung des ursprünglich einzigen Kerns.

Die von Schaudinn seinerzeit gerade bei dieser Art beschriebene Autogamie (vgl. S. 225), welche die Bildung der Dauercysten begleiten sollte, hat sich als wahrscheinlich falsche Deutung der mikroskopischen Bilder erwiesen. Bei der Kleinheit der Gebilde ist eine solche Täuschung leicht möglich. Ihr sind denn auch andere Unter-

sucher zum Opfer gefallen, so Wenyon, Elmassian, Prowazek. Hartmann und Whitmore haben die Cystenbildung neuerdings genauer studiert und die beobachteten Vorgänge wohl richtig gedeutet.

Nach ihnen umgibt sich die Amöbe, nachdem sie sich abgekugelt und die Fremdkörper aus dem klar und durchsichtig werdenden Plasma ausgestoßen hat, zunächst mit einer Schleimhülle, die später durch die harte Cystenhülle ersetzt wird. Dann erfolgen normale Kernteilungen, durch welche die typische Zahl von 8 Kernen in der Cyste erreicht wird; selten sind es deren bis 16. Vielfach bildet sich vor oder während oder nach der ersten Kernteilung eine große zentrale Flüssigkeitsvakuole (Fig. 667 b), wie bei vielen Teilungscysten von Protozoen. In solchen Fällen findet man im Plasma stark färbbare Brocken und Stränge, die wohl fälschlich als Chromidien bezeichnet werden. Sie werden oft aus der Cyste ausgeschieden; ist aber die Cystenhülle vor ihrer Ausstoßung erhärtet, so liegen sie deutlich und auffällig in dem fertigen Gebilde.

Die 8 Kerne werden bei der Infektion im neuen Wirt zu den Kernen der 8 jungen Amöben, welche aus der platzenden Cyste auskriechen. Dieses Auskriechen ist experimentell sowohl durch Casagrandi und Barbagallo, als auch durch Schaudinn nachgewiesen worden. Die 8-kernigen Cysten der Entamoeba coli, welche in fertig ausgebildetem Zustand einen Durchmesser von ca. 15 μ besitzen, sind nach den bisherigen Erfahrungen ein absolut sicheres Erkennungsmerkmal für die Infektion mit dieser Form, da ihnen ähnliche Gebilde im menschlichen Darm sonst nicht vorkommen.

Die Entamoeba coli bewohnt den Darm des Menschen, und zwar, wie schon Schuberg vermutete, finden sie nur im oberen Teil des Dickdarms die für ihr vegetatives Leben geeigneten Bedingungen. Dort lassen sie sich bei Sektionen nachweisen und beim lebenden Menschen kann man sie durch Eingabe von Abführmitteln in den Faeces zur Erscheinung bringen. Wesentlich scheint für das Gedeihen der Entamoeba coli flüssige Konsistenz und alkalische Reaktion des Darminhaltes zu sein. Die in die eingedickten Faeces geratenden amöboiden Individuen sterben ab. Die Cystenhülle erhält ihre definitive Härte oft erst in den austrocknenden Faeces. Die Cysten dienen der Verbreitung der Infektion mit der Art. Mit dem Staub, mit Trinkwasser oder mit Nahrungsmitteln, eventuell auch durch Kontaktinfektion beim Verkehr mit Infizierten, müssen die Cysten in den Mund des Menschen geraten; unter der Einwirkung der Verdauungssäfte platzt im Darm die Cystenhülle und entläßt im Dickdarm die 8 Sprößlinge. Im entleerten, feucht erhaltenen Stuhl sollen die Cysten bald absterben und ihre Infektionsfähigkeit verlieren, während sie im eingetrockneten Zustand wochenlang infektionsfähig bleiben.

Bemerkenswert ist die Angabe, daß nur 10—20 Proz. der Amöben zur typischen Cystenbildung mit 8 Kernen gelangen; die übrigen 80—90 Proz. entwickeln sich pathologisch.

Entamoeba coli ist mit Sicherheit im Darm des Menschen in Deutschland (Ostpreußen, Berlin, Süddeutschland) und im Mittelmeergebiet (Istrien, Italien an verschiedenen Orten) und in Nordamerika etc. nachgewiesen worden. Wahrscheinlich ist sie sehr weit

verbreitet, da die meisten beschriebenen Darmamöben wohl mit dieser Form zu identifizieren sind (aus Rußland, Nordamerika, Nordasien, zum Teil auch Südasien und Afrika). Im Darm von Gesunden findet sie sich in verschiedenen Gegenden verschieden häufig:

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| in Ostpreußen | bei | 50 | Proz. | der | Untersuchten | (Schaudinn), |
| „ Berlin | „ | 20 | „ | „ | „ | „ |
| „ „ | „ | 2 | „ | „ | „ | (Hartmann). |
| „ Istrien | „ | 66 | „ | „ | „ | (Schaudinn). |
| „ Würzburg | „ | 50 | „ | „ | „ | (Schuberg). |
| „ München | „ | 0 | „ | „ | „ | mehrere Hundert (May). |
| „ S. Francisco (Cal.) | „ | 0—1 | „ | „ | „ | (Docke). |
| „ „ „ | „ | 65 | „ | „ | „ | (Craig). |
| „ Philippinen | „ | 65 | „ | „ | „ | „ |

Es hat sich immer mehr bestätigt, daß man berechtigt ist, sie für nicht-pathogen, vielmehr für einen harmlosen Kommensalen zu halten. Dafür spricht, daß sie bei sehr vielen Menschen gefunden wird, ohne daß dieselben Krankheitserscheinungen zeigen; ferner, daß man Katzen mit ihr infizieren kann, ohne daß Krankheitserscheinungen auftreten.

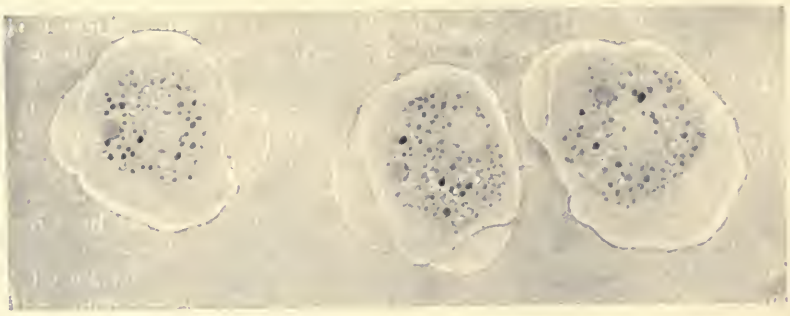


Fig. 669. Entamoeba dysenteriae C. u. B. Individuum in 3 Stadien der Bewegung nach dem Leben. (Nach Hartmann.)

Entamoeba minuta Elmassian ist nach Angaben Hartmanns identisch mit E. coli; dasselbe gilt wohl auch für die var. Williamsi v. Prow. und vielleicht für einige der tierparasitischen harmlosen Darmamöben.

### 2. **Entamoeba dysenteriae** Councilman u. Lafleur.

= E. histolytica Schaudinn,
= E. tetragena Viereck,
= E. africana Hartmann,
= E. nipponica Koizumi pr. pte.
= E. tropicalis Lesage pr. pte.

1893 Councilman u. Lafleur, Amebic Dysentery. In: John Hopkins Hospital Reports. Vol. 2. 1891. p. 395.
1903 Schaudinn, F., Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. In: Arbeiten a. d. Kais. Gesundheitsamte. Vol. 19. p. 547. (Bezeichnung histolytica p. 564; Beschreibung p. 570.)
1906 Viereck, H., Ueber Amöbendysenterie. In: Med. Klinik. 1906. No. 41.
1907 Viereck, Studien über die in den Tropen erworbene Dysenterie. In: Beihefte Arch. f. Schiffs- und Tropenhyg. Vol. 11. Beiheft 1.

1907 Entamoeba africana Hartmann. In: Hartmann und Prowazek, Blepharoplast, Karyosom und Centrosom. Arch. f. Protistenk. Vol. 10. p. 312.
1914 Entamoeba tetragena + histolytica Hartmann, in: Kolle und Wassermann, Handb. path. Mikr. Vol. 7. S. 617.

Es ist wohl jetzt unzweifelhaft, daß nur eine für den Menschen pathogene Entamoeba existiert. Nachdem sich seither viele Angaben Schaudinns über andere Protozoen als ungenau erwiesen haben, dürfen wir wohl annehmen, daß seine Beschreibung der E. histolytica auf irrtümlicher Deutung degenerierender und sonstwie unanormaler Stadien der Dysenterieamöbe beruhte. Diese wurde zum ersten Mal mit einem besonderen Namen als Amoeba dysenteriae durch Councilman und Lafleur benannt; die klinischen und pathologisch-anatomischen Angaben dieser Autoren weisen so unzweifelhaft auf die echte Dysenterieamöbe hin, daß wir berechtigt sind, ihren Namen als den gültigen beizubehalten. Zudem hat er den Vorteil, sachlich richtig und sehr bezeichnend zu sein.

Entamoeba dysenteriae unterscheidet sich in der Regel schon in den gewöhnlichen beweglichen Stadien deutlich von E. coli. Nach

Fig. 670.

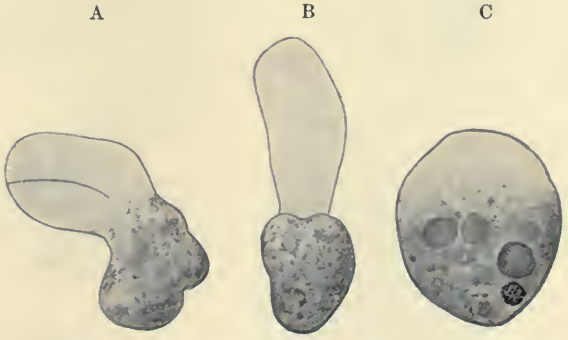



Fig. 670 A—C. Entamoeba dysenteriae (C. u. L.). A und B Bewegungsstadien. C Gefärbtes Exemplar. (Nach Ruge.)

Fig. 671.

Fig. 671 A—C. Drei Exemplare der Entamoeba dysenteriae (C. u. L.). Aus einem dysenterischen Darm, mit roten Blutkörperchen mehr oder weniger angefüllt. Dunkelgrau: der Amöbenkern. (Nach Roemer.)

verschiedenen Seiten bilden die Tiere nämlich bruchsackförmige Pseudopodien aus glasigem, zähflüssigem Ektoplasma. Oft wird auch nur ein Pseudopodium gebildet, so daß die Form des Tieres einer Vahlkampfia limax ähnelt. Manchmal ist Ektoplasma auch nicht deutlich erkennbar; doch wird im allgemeinen der Unterschied zwischen beiden Plasmaarten betont.

Im Entoplasma finden sich Zell- und Gewebetrümmer und vor allem rote Blutkörperchen; einige solche findet man in fast jedem Individuum, manche Tiere sind mit ihnen ganz vollgepfropft.

Ist das Plasma nicht allzusehr von Nahrungskörpern erfüllt, so ist der Kern im Leben gut sichtbar. Er ist bläschenförmig mit einem kleinen Karyosom im Zentrum.

Gerade bei dieser Form hat Hartmann besonders auffällige zyklische Veränderungen des Karyosoms beschrieben. Ob diese nicht durch die Konservierungs- und Färbungstechnik hervorgerufene Strukturen sind, ist nicht nachgewiesen, da die Veränderungen am lebenden Tier nicht verfolgt wurden. Immerhin kann auf Grund der Angaben Hartmanns die große Verschiedenheit der Kerne, welche

bald nur wie Centriole mit einem umgebenden Kreis von Vakuolen aussehen, bald um diese konzentrische Kreise von Vakuolen, stark färbbaren Partikeln und im Innern eine karyosomähnliche Verdichtung aufweisen, zur Erkennung der Dysenterieamöbe herangezogen werden (Fig. 674).

Bei Entamoeba dysenteriae wurden bisher nur Zweiteilungen beobachtet. Zweikernige Formen wurden gesehen, aber keine sicher deutbaren Stadien der Kernteilung.

Im Gegensatz zur Entamoeba coli wurde bei E. dysenteriae die Cystenbildung bisher viel seltener beobachtet. Bemerkenswert ist die

Fig. 672.

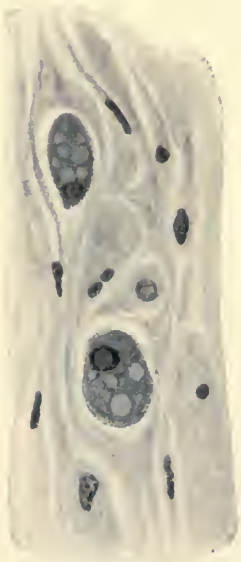


Fig. 673.

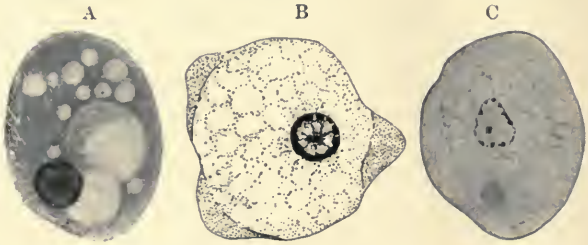



Fig. 674.

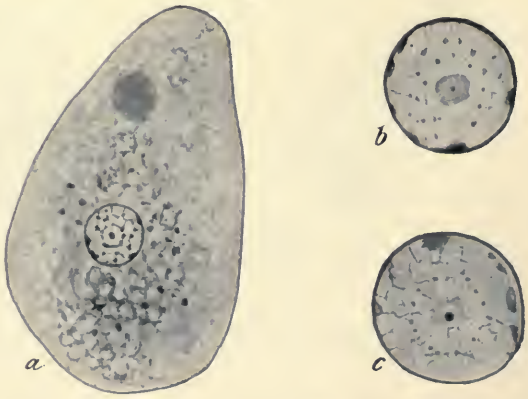



Fig. 672. Entamoeba dysenteriae (C. u. L.) (aus Formosa) im Gewebe der Submucosa. Original nach einem Präparat von Roessle (Hämatoxylin).

Fig. 673 A—C. Entamoeba dysenteriae (C. u. L.). A Original nach einem Präparat von Roessle. (Fall aus Formosa, Hämatoxylin.) B Original nach einem Fall aus Tsingtau. (Boraxkarmin.) C Fall aus Ostasien. (Nach Hartmann.)

Fig. 674 a—c. Entamoeba dysenteriae (C. u. L.). a Agames Individuum (oben ein gefressenes rotes Blutkörperchen). Vergr. 1300. b u. c Zwei isolierte Kerne, welche Stadien der sogenannten „zyklischen Veränderungen" am Karyosom zeigen. Vergr. 2600. (Nach Hartmann.)

Beobachtung, daß alle oder fast alle bei einer Infektion vorhandenen Entamöben gleichzeitig die Vorbereitungen zur Encystierung treffen. Diese sollen in echter „Chromidien"bildung bestehen (vgl. Fig. 676). Aus dem Kern sollen färbbare Substanzen austreten, welche im Protoplasma der Amöbe heranwachsen und schließlich an Masse den Kern übertreffen. Diese Chromidialkörper sind polygonal, stabförmig, oval oder von unregelmäßigen Umrissen. Sie sind stark färbbar, bestehen nicht aus Volutin oder Glykogen. Jedenfalls stellen sie einen Reservestoff dar; denn sie verschwinden im Verlauf der Cysten-

bildung mehr oder minder vollständig. Das Plasma kugelt sich ab, entledigt sich der Nahrungsreste, scheidet eine dünne Schleimschicht,

Fig. 675.

Fig. 676.

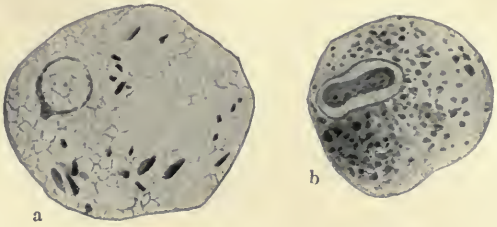


Fig. 675. Zweiteilung von Entamoeba dysenteriae (C. u. L.). (Nach Harris.)

Fig. 676 a—e. Entamoeba dysenteriae (C. u. L.). Cystenbildung. a Vorbereitung zur Cystenbildung mit Chromidienbildung. b Dasselbe bei Kernteilung. c Einkernige Cyste. d Zweikernige Cyste direkt nach der Teilung. e Vierkernige Dauercyste. Vergr. 2000. (Nach Hartmann.)

Fig. 677.

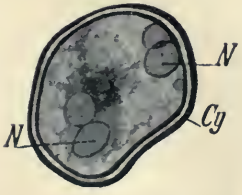



Fig. 677. Entamoeba dysenteriae (C. u. L.). Cyste (*Cy*) mit 4 Kernen (*N*). (Nach Viereck.)

Fig. 678.

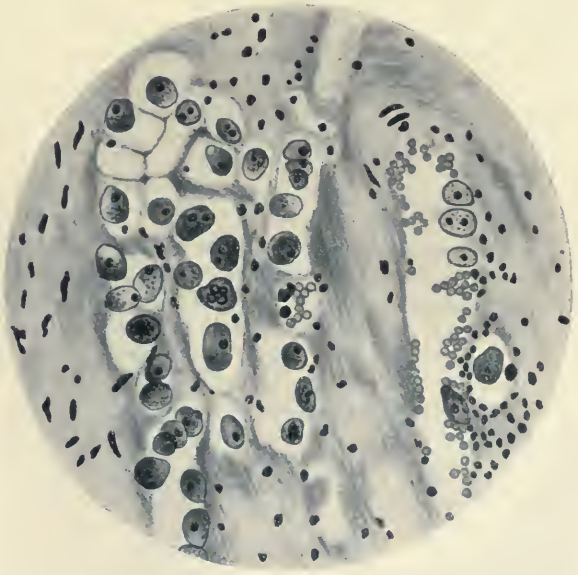


Fig. 678. Schnitt durch ein Darmgeschwür mit Amöben, zeigt deren massenhaftes Vorkommen. (Nach Harris aus Doflein und Prowazek.)

dann eine einfache, schließlich eine feste doppelte Membran aus (Fig. 677). Es erfüllt die Cyste vollkommen; eine Vakuole wie bei

E. coli kommt nur sehr selten vor. Der Kern, der während der Vorbereitung zur Cystenbildung seine Membran sehr verdünnt hatte, bekommt wieder die typische starke Membran. Unter Bildung sehr langer Spindeln werden dann 4 Kerne gebildet; die Cyste von E. dysenteriae ist also vierkernig. Es sind in ihr nie mehr Kerne beobachtet worden.

Die häufig auftretenden Degenerationsstadien von E. dysenteriae, mit den eigenartigen chromidienartigen Einschlüssen und degenerativen Plasmaveränderungen haben offenbar Schaudinn verführt, in ihnen Charaktere der von ihm beschriebenen E. histolytica zu erblicken. Diese Art ist wohl definitiv aus der Liste der Arten von Entamoeba zu streichen.

## Die Amöben als parasitische und pathogene Organismen.

Die bisher bei Tieren nachgewiesenen parasitischen Amöben scheinen meistens, ohne allzuviel Schaden anzurichten, als mehr oder minder harmlose Kommensalen den Darm ihrer Wirte zu bewohnen. Nicht viel anders, als viele der freilebenden Amöben in fauligen Gewässern, führen sie in dem flüssigen Darminhalt ein halb saprozoisches Dasein, indem sie bei ihren „amöboiden" Bewegungen lebende und tote organische Materie, wie sie ja im Darminhalt in Ueberfluß vorhanden ist, mit den Pseudopodien umfließen, wobei sie in ähnlicher Weise wie die parasitischen Flagellaten und Infusorien stets auf das Lumen des Darms und eventuell seiner Anhangsgebilde beschränkt erscheinen. Eine rein parasitische, saprosmische Ernährung durch die Säfte ihrer Wirte ist nirgends nachgewiesen, stets erscheint ihr Körper in den Nahrungsvakuolen von allerhand Bestandteilen des Darms ihrer Wirte erfüllt, nicht selten fressen sie sogar die anderen Darmparasiten mit Vorliebe auf. Die einzige Ausnahme macht die Gattung Malpighiella, die sich offenbar rein saprosmisch ernährt (vgl. S. 701).

Vielfach hat man den Eindruck, als handle es sich gar nicht um obligatorische Parasiten, sondern als habe man die gleichen Amöben vor sich, welche sonst ein freies Leben in Infusionen etc. führen, welche aber gelegentlich als Kommensalen im Darm von Tieren die Massen von geeigneter Nahrung ausnützen. Diese Ansicht erscheint mir gar nicht so unwahrscheinlich, nachdem ich selbst beobachtet habe, daß z. B. Amoeba vespertilio sich an eine Temperatur von 37° C anpassen kann, und daß andererseits Entamoeba ranarum, aus dem Darminhalt in Brunnenwasser übergeführt, tagelang zu leben vermag; auf Nährböden gedeiht sie offenbar sehr gut. Musgrave und Clegg sind auf Grund von Infektionen mit auf Nährböden gezüchteten Amöben zur Ansicht gekommen, daß alle freilebenden Amöben, in den Darm von Tieren gebracht, pathogen werden können. Diese Annahme ist sicherlich zu weitgehend, ich halte aber die Frage für durchaus diskutabel, ob nicht manche freilebenden Amöbenformen durch geeignete Kulturmethoden in parasitische Formen umgezüchtet werden können.

Auch Celli und Fiocca haben im Darm des Menschen resp. in Kulturen aus Faeces eine Reihe von verschiedenen Amöbenformen (5 Arten und 3 Varietäten, A. diaphana, A. lobosa [3 Var.], A. reticularis, A. spinosa A. vermicularis) gefunden, deren Vorkommen viel-

leicht zum Teil ein gelegentliches ist, zum Teil sich aber auch durch die sogleich zu erörternden Tatsachen erklären wird.

Im Darm zahlreicher Tiere befinden sich naturgemäß neben parasitischen Amöben die Cysten von allerhand Organismen, darunter auch von Amöben und Verwandten, welche mit den Nahrungsmassen den Darmkanal passieren und in vielen Fällen dem Angriff der Verdauungsflüssigkeiten widerstehen. Streicht man den Kot von Tieren, z. B. von Eidechsen, auf Agarplatten aus, so entwickeln sich oft reichliche Kulturen von Amöben, von denen man nicht immer mit Sicherheit angeben kann, ob sie mit Parasiten in Beziehung stehen. Hartmann hat in dieser Weise zahlreiche Amöben gezüchtet, welche zum Teil den Vahlkampfiaarten (S. 667) nahestehen.

Mit einer ähnlichen Methode hat Walker (1908) aus Darminhalt getöteter Tiere eine größere Anzahl amöboider Organismen auf Agarplatten gezüchtet, von denen er eine ganze Reihe als neue Amöbenarten bezeichnet, z. B. A. cobayae, musculi, gallopavonis, ranae, intestinalis, enterica, fecalis etc.

Manche dieser Formen sind wahrscheinlich aus Cysten von Darmpassanten hervorgegangen, andere mögen wohl Darmparasiten sein, welche imstande sind, auf Nährböden zu wachsen, ähnlich wie Amoeba lacertae, welche im Enddarm von Eidechsen als häufiger Kommensale vorkommt. Aber es ist nicht mit Sicherheit zu sagen, ob nicht manche der Formen Stadien von ganz anderen Organismen sind, welche auf dem Nährboden dauernd in Amöbenform wachsen.

Aus all diesen Angaben geht hervor, wie zahlreiche amöboide Organismen in Darminhalt und Fäkalien der Tiere vorkommen, und wie schwer es ist, sich darüber klar zu werden, welche von ihnen gelegentliche Passanten des Darms, welche fakultative und welche spezifisch angepaßte Parasiten sind.

Noch nie ist es aber bisher gelungen, solche in Kulturen gewachsene Amöben, mochten sie nun aus dem Darm des Menschen oder von Tieren, aus Tümpeln, Heuaufgüssen oder sonstwoher stammen, im Darm des Menschen oder eines Versuchstieres anzusiedeln.

Ebensowenig ist es bisher möglich gewesen, eine der Entamöben des menschlichen Darms auf einem künstlichen Nährboden zu züchten.

## Die Beziehungen der Amöben zur Dysenterie.

Unter dem Namen Dysenterie faßt man Darmerkrankungen zusammen, bei welchen blutig-schleimige Stuhlentleerungen durch katarrhalische Entzündung, durch diphtherische Zerstörung und Geschwürbildung der Schleimhaut des Dickdarms veranlaßt werden. Die neueren Erfahrungen haben gelehrt, daß diese Krankheitserscheinungen in einem Teil der Fälle durch Bakterien hervorgerufen werden, und zwar scheinbar bei den Epidemien verschiedener Gegenden durch verschiedene Bakterien (in Japan nach Shiga [1898], in Deutschland nach Kruse [1900], in Manila nach Flexner [1900]). Dieser bazillären Dysenterie steht die Amöbendysenterie gegenüber, bei welcher die bei jenen epidemischen Krankheiten nachgewiesenen spezifischen Bakterien fehlen. Dagegen wurden bei dieser in klinischer sowie in pathologisch-anatomischer Hinsicht der bazillären Ruhr durchaus gleichenden Krankheit regelmäßig Amöben im erkrankten Darm nachgewiesen. Lambl hatte (1860) im menschlichen Darm

Amöben gesehen, Lewis und Cunningham (1870) hatten entsprechende Beobachtungen gemacht, und Lösch (1875) hatte die Darmamöbe des Menschen mit dem Namen Amoeba coli belegt. Schon die ersten Untersucher der Amöbenbefunde im menschlichen Darm äußerten Zweifel darüber, ob die Amöben in einem ursächlichen Zusammenhang mit den Erkrankungen des Darms ständen. Meist waren es Fälle aus gemäßigten Klimaten, welche diesen ersten Untersuchungen zugrunde lagen.

Schon Cunningham und besonders Grassi betonten ferner, daß die Amöben nicht selten auch im gesunden Darm vorkommen, und daß sie bei den verschiedensten Krankheiten gefunden werden, nicht nur bei Dysenterie, sondern auch bei Typhus, Cholera usw. Dem entsprachen auch die Befunde Schubergs, welcher zu dem Resultat kam, daß Amöben beim gesunden Menschen häufig vorkommen, und zwar in einem bestimmten Teil des Darms, im Anfangsteile des Colons. Hier leben Amöben, wie auch einige Flagellaten, scheinbar als vollkommen harmlose Kommensalen. Ihr Fortkommen in diesem Teil des Darms wird dadurch ermöglicht, daß hier der Darminhalt normalerweise noch flüssig und von alkalischer Reaktion ist. Gewöhnlich bleiben sie gänzlich unbemerkt; aber man kann sie bei gesunden Menschen leicht nachweisen, wenn man durch Abführmittel künstliche Verflüssigung der Gesamtfaeces und Durchfall herbeiführt. In manchen Gegenden findet man bei dieser Untersuchungsmethode bei einem großen Prozentsatz der Gesunden Amöben, in anderen Gegenden sind sie selten (vgl. S. 680).

Diese Erfahrungen zusammen mit den Entdeckungen über die (amöbenlose) bazilläre Ruhr brachte manche Forscher zu der auch von mir in der ersten Auflage dieses Buches vertretenen Anschauung, daß die Amöben hauptsächlich durch Verschleppung der Bakterien zur Verschärfung der Symptome beitrügen, daß sie aber nicht als die primären Erreger der Dysenterie zu betrachten seien.

Dem schienen allerdings die experimentellen Erfahrungen zu widersprechen. Eine ganze Reihe von Forschern (Kartulis, Quincke und Roos, Kruse und Pasquale u. a.) hatten durch Einspritzung von amöbenhaltigen Faeces in das Rectum von Tieren (Katzen) bei diesen typische Dysenterie erzeugt. Die Beweiskraft dieser Experimente wird einigermaßen dadurch beeinträchtigt, daß in solchen Faeces auch zahllose Bakterien enthalten sind. Aber die Infektion gelingt auch durch Einspritzung von angeblich vollkommen bakterienfreiem Eiter aus den bei Dysenterie häufigen Leberabszessen (s. unten).

Vor allem traten die besten Kenner der tropischen und subtropischen Dysenterie für die ätiologische Bedeutung der Amöben ein. Schon Robert Koch hatte 1883 das Eindringen der Amöben in tiefe Schichten der Darmwandung konstatiert und sie am Boden der dysenterischen Geschwüre auf Schnitten nachgewiesen. Kartulis hatte ihr fast ausnahmsloses Vorkommen bei sämtlichen von ihm untersuchten Fällen subtropischer Dysenterie und ihr Vorhandensein in den Leberabszessen konstatiert. Seither haben noch viele Forscher die Amöbentheorie der tropischen Dysenterie angenommen, und die neuesten Forschungen scheinen diese Theorie durchaus zu stützen, so daß sie heutzutage als die allgemein angenommene gelten kann.

Der Schlüssel für das Verständnis der früher widersprechend erscheinenden Angaben der verschiedenen Forscher wurde durch die Arbeiten Schaudinns gegeben.

Schon die experimentellen Untersuchungen, vor allem von Quincke und Roos und Kruse und Pasquale, hatten die Beobachter zu der Annahme geführt, daß im menschlichen Darm verschiedene Amöbenspecies vorkommen. Doch war eine Verschiedenheit nur aus den klinischen Erscheinungen erschlossen, nicht durch genaue Untersuchung der Amöben selbst erwiesen. Es hatte sich gezeigt, daß die den Katzen durch den Anus injizierten Amöben in manchen Fällen regelmäßig pathogen waren, in anderen ebenso regelmäßig nicht pathogen. So hatten Quincke und Roos drei Formen unterschieden: Amoeba coli felis, welche für Mensch und Katze pathogen war, A. coli mitis, welche nur für den Menschen, aber nicht für die Katze pathogen wirkte, und schließlich die für beide Organismen nicht pathogene A. intestini vulgaris. Aber in diesen Fällen war immerhin die Annahme möglich, daß es sich um Rassen von verschiedener Virulenz handelte.

Schaudinn glaubte zuerst genügende Anhaltspunkte gefunden zu haben, um im Menschendarm drei verschiedene amöboide Organismen morphologisch unterscheiden zu können. Seine Annahmen haben sich, wie wir oben sahen, zum großen Teil als irrtümlich herausgestellt. Dennoch blieb es bei dem Ergebnis, daß im menschlichen Darm im allgemeinen wie in den von Schaudinn untersuchten Fällen drei verschiedene amöbenähnliche Organismen vorkommen[1]).

Er fand (besonders in Istrien und dem österreichischen Küstenland, in Ostpreußen und in Klinikfällen in Triest und Berlin) im menschlichen Darm:

1) die amöboiden Stadien von Chlamydophrys stercorea Cienk., einem kleinen beschalten Rhizopoden (s. unten S. 741);
2) die oben (S. 677) beschriebene Entamoeba coli Lösch;
3) die echte pathogene Dysenterieamöbe: Entamoeba histolytica Schaudinn 1903 = Entamoeba tetragena Viereck 1906 = Entamoeba dysenteriae (Councilman und Lafleur) 1893.

Letztere ausschließlich in Fällen, welche auf eine Infektion im Ausland hinweisen.

1) Chlamydophrys stercorea Cienk. kann sich bei Darmerkrankungen, welche durch irgendwelche anderweitige Ursachen veranlaßt sind, stark vermehren (s. unten S. 741 ff.). Aber das Aussehen dieses Rhizopoden ist auch im schalenlosen Zustand sehr verschieden von den echten Darmamöben und kann kaum zu Verwechslungen Anlaß geben (S. 680).

2) Entamoeba coli Lösch (s. S. 676), welche nach unseren obigen Darlegungen im gesunden Darm als Kommensale häufig vorkommt, scheint der Mehrzahl der Beobachter in den gemäßigten Zonen vorgelegen zu haben. Da jedoch vor 1903 die Unterschiede zwischen ihr und der echten Dysenterieamöbe nicht bekannt waren, ist dies nicht mit Sicherheit zu entscheiden.

---

1) Dazu können in anderen Fällen noch weitere Formen kommen (s. u.). Schon Schaudinn selbst erwähnt, daß das oft gleichzeitig mit den Amöben vorkommende Flagellat Trichomonas intestinalis (s. o.) vor der Kopulation die Geißeln verliert und amöboid herumkriecht; dann ist es ebenfalls von einer Amöbe kaum zu unterscheiden. Nicht selten sind solche Stadien unter verschiedenen Namen, als Amöben, Mastigamöben oder Flagellaten des menschlichen Darms beschrieben worden.

Für diese Art scheint in der Hauptsache das zuzutreffen, was ich in der ersten Auflage dieses Buches allgemein über die Dysenterieamöbe gesagt habe. Sie kommt in der Regel als harmloser Kommensale im Anfangsteil des Colons beim Menschen vor, da in diesem Darmabschnitt die flüssige Beschaffenheit des Darminhalts und seine alkalische Reaktion ihr Fortkommen ermöglichen. Bei Erkrankungen des Darms, welche die Peristaltik erhöhen und infolgedessen in anderen Abschnitten des Darms alkalischen und flüssigen Inhalt verursachen, können sie ihren Verbreitungsbezirk ausdehnen. So kann es kommen, daß sie z. B. bei bazillärer Dysenterie neben den Bakterien (?), bei echter Amöbendysenterie neben der Dysenterieamöbe in verschiedenen Abschnitten des Darms vorkommen.

Niemals scheint sie (die echte Entamoeba coli Lösch), soweit wir bis jetzt wissen, als selbständiger Krankheitserreger aufzutreten, vor allen Dingen niemals selbständig die Submucosa zu durchbrechen und auf diese Weise Geschwürsbildung herbeizuführen.

3) Die Dysenterieamöbe, also Entamoeba dysenteriae Counc. u. Lafl. (S. 680), ist in den Tropen und Subtropen beider Halbkugeln weit verbreitet und verursacht nach dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens die gefährlichste Form der tropischen Dysenterie oder Amöbenruhr des Menschen.

Sehr bemerkenswert ist die Feststellung von Mathis u. a., daß bei Affen im Darm zwei Amöbenarten vorkommen, welche in vielen Eigenschaften den beiden Entamöben des Menschen gleichen und möglicherweise mit ihnen identisch sind. Auch andere neuere Angaben lassen eine genauere Untersuchung der Darmamöben der Affen sehr wünschenswert erscheinen. Auch bei Haustieren, wie Schweinen, Schafen und Rindern (vgl. S. 696) wird das Vorkommen von Entamöben angegeben, doch ist über alle solche Formen nichts Sicheres bekannt.

### Die tropische Dysenterie und die Beziehungen der Dysenterieamöbe zu ihr.

Daß die tropische Dysenterie oder Amöbenruhr wirklich durch Protozoen verursacht wird, ist durch folgende Erfahrungen begründet:

1) das Vorkommen der wohlcharakterisierten Entamoeba dysenteriae, welche bisher nur bei echter Tropendysenterie gefunden wurde,
2) den Mangel von spezifischen bakteriellen Erregern in diesen Fällen,
3) den Zusammenhang zwischen der Biologie der Amöbe und der pathologischen Anatomie der Amöbenruhr,
4) die experimentelle Erzeugung typischer ulceröser Enteritis bei Katzen nicht nur durch Injektion von Faeces, sondern auch durch Verfütterung der Cysten per os,
5) wurden neuerdings durch Walker Menschen mit Entamoeba dysenteriae infiziert, wobei in einem Teil der Fälle typische Krankheitssymptome auftraten.

Der Zusammenhang zwischen der pathologischen Anatomie der Amöbenruhr und der Biologie der Dysenterieamöbe dürfte sich nach den gegenwärtigen Anschauungen folgendermaßen darstellen:

Die Dysenterieamöbe ist bisher in der Natur nur im Darm und einigen anderen Organen des Menschen beobachtet worden, experi-

mentell gelingt ihre Uebertragung auf Katzen, Hunde und Affen. Im Darm findet sie sich beschränkt auf den Dickdarm und überschreitet niemals die Bauhinsche Klappe. Im Dünndarm wurde sie niemals nachgewiesen; besonders häufig ist sie im Coecum und im Wurmfortsatz. Außerdem wurde die Dysenterieamöbe in Abszessen der Leber, der Lunge, im Gehirn und in Mesenterialdrüsen gefunden;

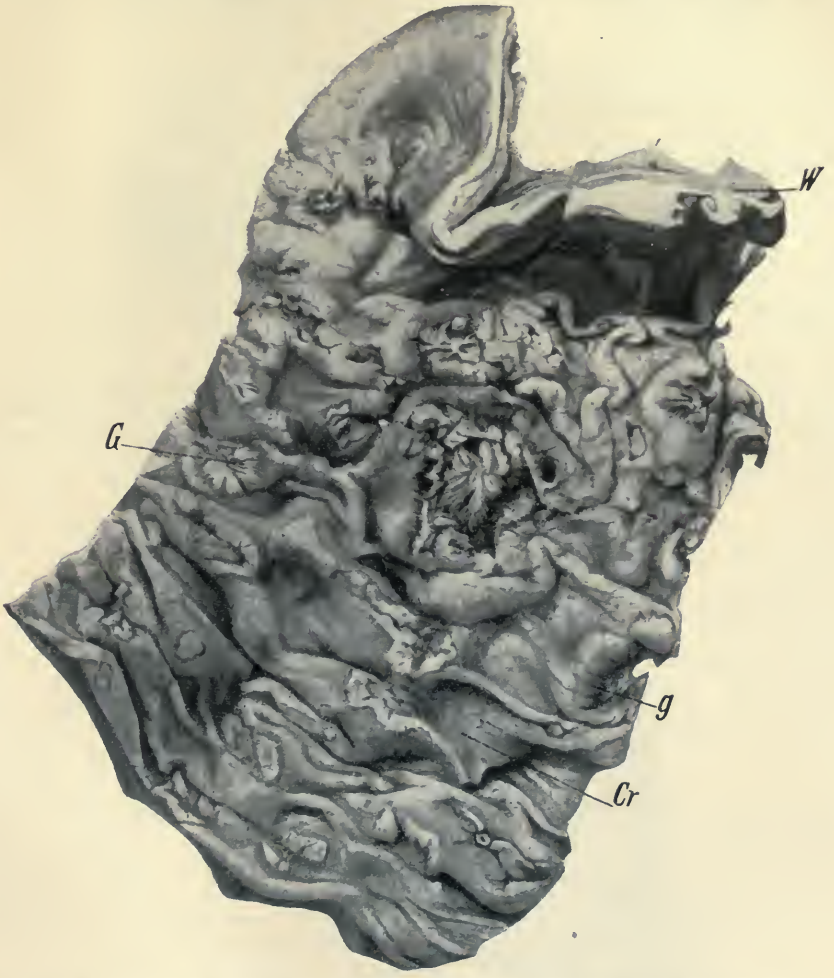



Fig. 679. Stück eines menschlichen Darms, aufgeschnitten, mit zahlreichen dysenterischen Geschwüren. *W* Darmwand mit sehr verstärkter Muscularis, *G* Geschwüre, *Cr* Krypten. Darm eines Chinesen, Sumatra. (Orig. nach Präparat von Prof. Dr. Dürck.)

an alle diese Orte sind die Amöben wahrscheinlich sekundär vom Darm aus geraten.

Die aus den Cysten auskriechenden jungen Amöben verbreiten sich unter rapider Vermehrung nach erfolgter Infektion zunächst im Lumen des Darms. Bald beginnen sie aber auch mit Hilfe ihrer kräftigen Pseudopodienbewegungen, unterstützt durch ihr zähes Ekto-

plasma, in die Tiefe der Darmwandungen zu dringen. Sie werden zu Gewebeparasiten.

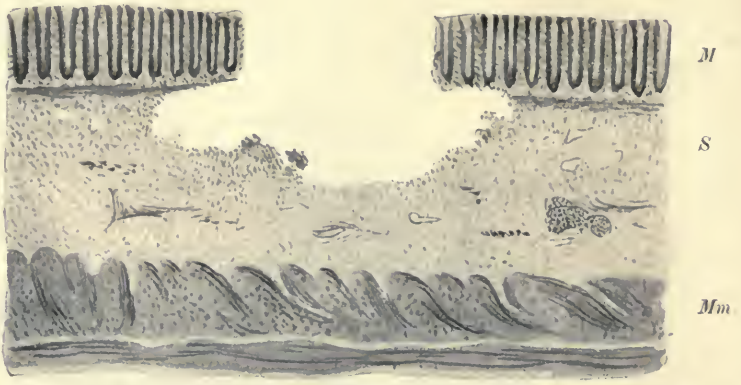



Fig. 680. Schema eines Dysenteriegeschwürs, um die Unterminierung der Schleimhaut zu zeigen. *M* Mucosa, *S* Submucosa, *Mm* Muscularis. (Nach Kartulis.)

Im Gegensatz zur Entamoeba coli vermag die Dysenterieamöbe tief ins Gewebe einzudringen. Bei Erkrankungen an Amöbendysenterie finden sich nicht nur zahllose Amöben im Darminhalt, mit

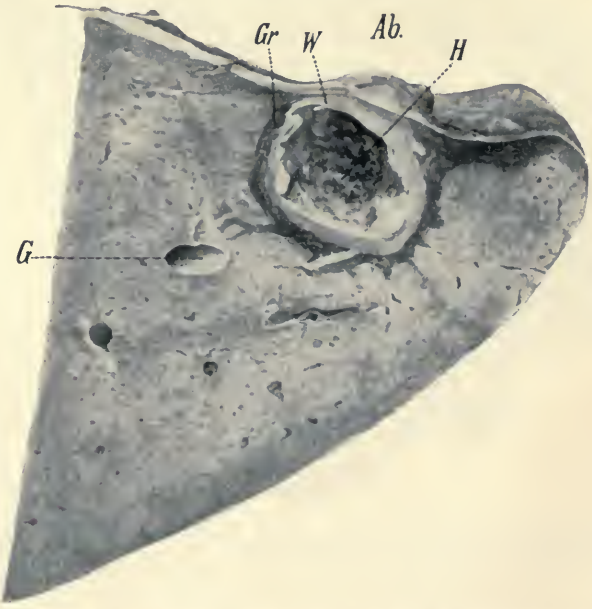



Fig. 681. Durchschnitt durch einen Leberlappen mit einem Amöbenabszeß (*Ab*). *G* durchschnittenes Gefäß, *W* Wand des Abszesses, *H* zerfallener Inhalt, *Gr* Granulationsgewebe. (Original nach dem Präparat von Prof. Dürck. Fall aus Sumatra.)

welchem sie in die Faeces geraten, wo sie am leichtesten in den glasigen Schleimflocken nachweisbar sind, sondern sie leben auch in der Darmwand und durchwühlen deren sämtliche Schichten.

Wie schon Jürgens beobachtete und Schaudinn bestätigte, vermag die Dysenterieamöbe infolge der zähen Beschaffenheit ihres Pseudopodienplasmas sich überall einzuzwängen und durchzudrängen. An frischen Schnitten kann man die Amöben noch stundenlang zwischen den Gewebselementen herumkriechen sehen, wo sie die Zellen des Epithels auseinanderdrängen, sie auch ganz fortschieben, sie vor sich hertreiben, und sich in die engsten Spalten zwängen (zitiert nach Schaudinn).

So erklärt sich ihre pathogene, gewebezerstörende Wirkung; indem sie an einer Stelle durch das Epithel dringen, breiten sie sich in der Tiefe des Gewebes aus. Man findet sie „nicht selten an noch gesunden Stellen der Mucosa in den Lieberkühnschen Drüsen und kann sie dann in der Submucosa verfolgen; die Unterminierung der Schleimhaut und die Abszeßbildung in den späteren Stadien des Krankheitsprozesses erklären sich durch folgende Ueberlegungen. Die Epithelschicht dürfte ein gegen Eindringen von Fremdlingen widerstandsfähigeres Gewebe sein als die geschützteren tieferen Lagen der Darmwand, ferner besitzt sie größere Regenerationsfähigkeit als die Submucosa, und drittens nimmt die Zahl der Amöben beim Tieferdringen zu. Diese drei Faktoren genügen meines Erachtens, um das charakteristische Bild der Amöbenenteritis mit ihren tiefen, oft sackförmig abgeschlossenen Geschwüren und Abszessen ungezwungen nur durch die natürlichen Wachstums- und Lebensbedingungen der Schmarotzer selbst und der von ihnen angegriffenen Gewebe zu erklären". (Schaudinn.)

Ob die Dysenterieamöbe bei ihren zerstörenden Wirkungen allein durch die Kraft ihrer Pseudopodientätigkeit wirkt, oder ob chemische Wirkung durch ausgeschiedene Stoffe mitbeteiligt ist, läßt sich bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse nicht mit Sicherheit entscheiden. Letzteres scheint mir anzunehmen. Zwar ist die Zahl der vorhandenen Amöben oft eine ungeheuer große, so daß sie wohl mit den hervorgebrachten Wirkungen im allgemeinen harmonieren würde, aber nach meinen eigenen Erfahrungen steht oft die Zahl der an einem Punkt vereinigten Amöben nicht im Verhältnis zu den dort hervorgerufenen Läsionen.

Die Amöben vermögen weiterhin aus dem Darm, wahrscheinlich mit Benutzung des Lumens des Ductus choledochus, in die Leber einzuwandern. Dort veranlassen sie die Entstehung von Leberabszessen, welche oft vollkommene Reinkulturen von Amöben enthalten. Die Abszesse sollen in solchen Fällen durchaus bakterienfrei sein. Auch dies würde ein Beweis für die spezifische, pathogene Bedeutung der Entamoeba dysenteriae sein.

Außer in der Leber wurden auch in anderen Organen Amöbenabszesse gefunden, so in Lunge, Magen, Niere, im Gehirn, in Punktionskanälen etc.

Nach neuesten Untersuchungen von Kuenen und Swellengrebel scheint es ein besonderes Stadium der Dysenterieamöbe zu sein, welches in die Gewebe eindringt. Es sind dies relativ große Tiere, welche im akuten Abschnitt der Erkrankung auftreten. Später sollen die kleiner gewordenen Amöben nicht mehr in die Darmwand sich einbohren, sondern nur im Darmlumen leben. Sie können unter Bildung großer Formen von da bei Rückfällen in die Darmwand ein-

dringen. Aus ihnen entstehen auch die charakteristischen vierkernigen Cysten.

Von Bedeutung ist schließlich die neuerdings festgestellte Tatsache, daß Entamoeba dysenteriae gelegentlich in Versuchspersonen oder Katzen weiterleben und gedeihen können, ohne Krankheitssymptome hervorzurufen und ohne ihre Virulenz zu verlieren. Die Infizierten sind dann Parasitenträger, welche für die Verbreitung eine große Rolle spielen. Solche „Dauerausscheider" sind eine ständige Gefahr für ihre Umgebung.

---

Beim Menschen sind ferner folgende parasitische Entamöben gefunden worden:

### **Entamoeba urogenitalis** Baelz.

1883 Baelz, in: Berliner klinische Wochenschr. p. 237.
1892 Jürgens, in: Deutsche medizinische Wochenschr. p. 454.
1893 Posner, Ueber Amöben im Harn. In: Berl. klin. Wochenschr. Vol. 30. No. 28. p. 674.
1893 Kartulis, Ueber pathogene Protozoen bei dem Menschen. In: Zeitschr. f. Hyg. u. Inf. Vol. 13. p. 2.

In wiederholten Fällen fand man im blutigen Schleim oder Urin des entzündeten Urogenitalapparates Amöben. Ihre Größe wird zwischen 22 und 50 μ angegeben. Sie sollen sich langsam unter Bildung kurzer Pseudopodien bewegen. Das Plasma ist stark granuliert, enthält einen oder mehrere Kerne. Außer Zerfallsprodukten enthielten die Amöben auch rote Blutkörperchen. Gewisse Formen sind auch als Cysten gedeutet worden.

Sie wurden einmal in Schleimhautcysten der Harnblase beobachtet, in anderen Fällen war die Harnblase frei; es muß somit der Sitz der Infektion höher gelegen haben, wie Posner (Berl. klin. Wochenschr. 1893. No. 30. p. 674) annimmt, etwa in einer Cyste des Nierenbeckens.

Nach allen Beschreibungen ist die Amöbe kaum von der Entamoeba dysenteriae C. u. L. zu unterscheiden, und auch die klinischen Berichte sprechen nicht gegen eine Identifizierung mit derselben, doch sind unsere Kenntnisse über das Vorkommen der Art zu gering, um etwas Bestimmtes aussagen zu können.

### **Entamoeba Kartulisi** (Doflein).

1893 Kartulis, in: Zeitschrift f. Hygiene u. Infektionskrankh. Vol. 13. p. 9.

Kartulis, der unermüdliche Erforscher der parasitischen Protozoen des Menschen, fand in Alexandria bei einem Araber in einem Falle Amöben in einer Geschwulst, welche mit einer Knochennekrose am rechten Unterkiefer zusammenhing. Die Geschwulst war etwa so groß wie eine Orange und sezernierte dicken Eiter durch eine Fistelöffnung. Der Eiter enthielt reichlich Bakterien, daneben Amöben von 30—38 μ Durchmesser. Diese Amöben zeigen keine sehr deutliche Trennung von Ekto- und Entoplasma, das letztere ist grobkörnig. Die Bewegung ist lebhafter als bei Entamoeba histolytica, es wird in der Regel nur ein Pseudopod ausgestreckt, öfters aber auch mehrere; dieselben sind lang und fingerförmig, sie erinnern in der Form oft „an die Fühlhörner einer Schnecke". Ihre Länge übertrifft oft diejenige des ganzen Tieres. Das Hervortreten der Pseudopodien ist ein sehr plötzliches. Der Kern ist klein, „bläschenförmig, umgeben von einer hellen Zone, und besitzt einen deutlichen Nucleolus"; er tritt erst durch Färbung hervor. Eine kontraktile Vakuole wurde nicht beobachtet.

Die Nahrungsvakuolen enthielten Blut- und Eiterkörperchen. Ueber die Fortpflanzung wurde nichts beobachtet.

Diese Amöbe ist seither von ihrem Entdecker in Aegypten noch öfter beobachtet worden. Auch in Nordamerika wurde sie durch Flexner (1892) festgestellt. Da sie nicht nur in Abszeßeiter vorkommt, sondern auch in die tieferen Schichten des Knochengewebes vordringt und dort Substanzverluste bedingt, hält Kartulis die Art für eine ausgesprochen pathogene. Die Beziehungen zur Entamoeba dysenteriae sind noch ganz unklar.

### **Entamoeba buccalis** (Steinberg)

1862 Steinberg, in: Sowremenaja Medicina. = Zeitschrift f. gegenwärtige Medizin. No. 21—24 (russisch).

ist vielleicht identisch mit der später beschriebenen und neu benannten:

### **Entamoeba buccalis** Prow.

1904 Entamoeba buccalis Prowazek, in: Arbeiten aus dem Kais. Gesundheitsamte. Vol. 21. p. 42.

1905 Leyden, in: Loewenthal, Entamoeba buccalis Prow. bei einem Fall von Carcinom des Mundbodens. In: Charité-Annalen. Jahrg. 29.

Auch diese Amöbenart ist bisher ausschließlich im Menschen in wiederholten Fällen gefunden worden.

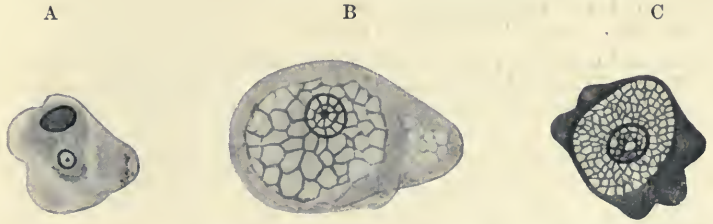



Fig. 682 A—C. Entamoeba buccalis Prow. A nach dem Leben. B konserviert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt. C nach einem Schnittpräparat, Giemsafärbung. (Nach Leyden und Loewenthal.)

Sie ist eine ziemlich kleine, lebhaft bewegliche Amöbe, 6—32 μ im Durchmesser messend; in der Bewegung zeigt sie einen einfachen Umriß, nur wenige breitlappige Pseudopodien werden gebildet. Aehnlich wie E. dysenteriae und anders als E. coli zeigt sie auch in der Ruhe einen deutlichen Unterschied zwischen Ektoplasma und Entoplasma, welch ersteres stets als deutliche, stark lichtbrechende, homogene Zone ausgebildet ist. Das Entoplasma ist von einer großen Anzahl von Nahrungsvakuolen erfüllt, während eine kontraktile Vakuole fehlt.

Es ist ein relativ kleiner Kern (Durchmesser 1,5—4,5 μ)

Fig. 683 A u. B. Entamoeba buccalis Prow. A Individuum mit Kernteilungsspindel. B letztere stärker vergrößert, zeigt die Spindel des zentralen Binnenkörpers. (Nach Prowazek.)

vorhanden, welcher, ähnlich wie bei E. dysenteriae, durch seine Armut an färbbaren Substanzen auffällt. Jedoch ist er beim lebenden Tier meist deutlich sichtbar. Er ist bläschenförmig, von rundlicher Form, starr und besitzt, ähnlich wie bei E. coli, eine dicke Membran.

Agame Fortpflanzung ist in Form gewöhnlicher Zweiteilung bekannt geworden. Dabei teilt sich der Kern in ähnlicher Weise, wie dies oben (S. 165 u. 166) für Amoeba vespertilio geschildert wurde.

Prowazek hat auch Stadien beobachtet, welche er wohl irrtümlich für Anzeichen einer ähnlichen Vermehrung hielt, wie sie Schaudinn für E. histolytica angegeben hat. Er hat angeblich Austritt des Chromatins aus dem Kern und Bildung zahlreicher kleiner kugelförmiger Individuen beobachtet.

E. buccalis wurde beim Menschen in Deutschland, Istrien (Rußland?) beobachtet, und zwar meistens in kariösen Zähnen, aber auch bei einem Carcinom des Mundbodens im Detritus auf dessen Oberfläche. Sie dringt aber nicht in das Gewebe ein. Ihre Nahrung scheint vorwiegend aus Leukocyten und Bakterien zu bestehen.

Sie ist wohl identisch mit Amoeba dentalis Grassi 1879, Amoeba gingivalis Gros 1849 (?). Auch wird vermutet, daß die in Auswurf aus Lungenkavernen gefundene Amoeba pulmonalis Artault 1898 hierher gehört.

### **Entamoeba undulans** Castellani.

1905 Castellani, Observations on some protozoa found in human faeces. In: Centralbl. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 38. p. 66.

Diese in Ceylon in einem Fall von Dysenterie beobachtete Form soll ein einziges, langes, schmales Pseudopodium und eine undulierende Membran besitzen. Wahrscheinlich lag ein Stadium eines darmbewohnenden Flagellaten vor.

---

In anderen Organismen sind eine ganze Reihe parasitischer Entamöben beobachtet worden, von denen wir folgende anführen:

### **Entamoeba muris** (Grassi).

1881 Amoeba muris Grassi, B., Intorno ad alcuni protisti endoparassitici ed appartenenti alle classi dei flagellati, lobosi, sporozoi e ciliati. In: Atti della Società d. Scienze naturali. Vol. 24. 1881. p. 181.

Diese Amöbe gleicht sehr der Entamoeba coli, mit welcher sie sich vielleicht bei genauerer Kenntnis als identisch herausstellen wird. Sie ist immerhin kleiner (15—20 μ) als die im Menschen gefundene Form; Grassi gab 13,2 μ als Durchmesser an; Wenyon fand Individuen bis zu 30—40 μ. Das Ektoplasma bildet eine dünne Schicht, welche nur bei der Bildung der Pseudopodien deutlich sichtbar wird. Ein kugeliger Kern mit zentralem Binnenkörper ist deutlich sichtbar. Seine Struktur und relative Chromatinarmut erinnert an den Kern von Entamoeba coli. Die Teilung erfolgt unter Spindelbildung. Nur Zweiteilung ist beobachtet.

Vermehrungscysten mit 8 Kernen wurden beobachtet. Wenyon glaubte im Leben Stadien der Autogamie verfolgen zu können, wie sie Schaudinn bei Entamoeba coli beobachtet hatte. Nachdem jene Beobachtungen anders gedeutet wurden, wird man auch die Cysten von E. muris für gewöhnliche Vermehrungscysten halten dürfen.

E. muris kommt im Dünndarm, vor allem auch im Blinddarm der Hausmaus vor, oft in großen Mengen. Sie ernährt sich von Darm-

inhalt, vor allem von Bakterien, Flagellaten und anderen etwa vorhandenen Parasiten, losgelösten Epithelzellen etc. und ist nicht pathogen.

Sie wurde in Italien, Deutschland, Frankreich gefunden und ist jedenfalls weit verbreitet.

### **Entamoeba ranarum** (Grassi).

1907 Wenyon, C. M., Observations on the Protozoa in the intestine of Mice. In: Arch. f. Protistenk. Suppl.-Bd. 1. p. 169.
1881 Grassi, in: Atti della Società ital. d. Scienze natural. Vol. 24. p. 182.
1908 Dobell, On the intestinal Protozoan Parasites of frogs and toads. In: Proc. Cambridge Philos. Soc. Vol. 14. p. 428.

Schon Lieberkühn und Leuckart hatten diese ziemlich häufige Art beobachtet und erwähnt. Grassi gab die erste genauere Beschreibung, der zufolge die lebhaft bewegliche Amöbe ein deutliches Ekto- und Entoplasma zeigt. Im Habitus erinnert sie nach meinen Beobachtungen meist an Amoeba limax, indem sie wenig Pseudopodien

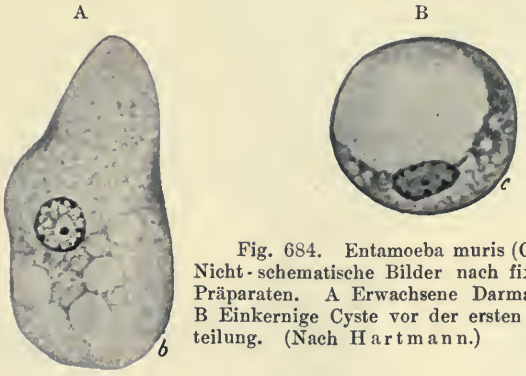



Fig. 684. Entamoeba muris (Grassi). Nicht-schematische Bilder nach fixierten Präparaten. A Erwachsene Darmamöbe. B Einkernige Cyste vor der ersten Kernteilung. (Nach Hartmann.)

bildet und länglich fingerförmig mit abgestumpftem Vorderende, gegen das Hinterende verschmälert erscheint. Die Bewegung erfolgt durch Strömen der gesamten Körpersubstanz, oder indem kurz vor dem Vorderende ein Pseudopodium bruchsackartig plötzlich nach der Seite hin hervorbricht; dasselbe besteht zuerst ausschließlich aus Ektoplasma, dann strömt Entoplasma nach, und indem die Amöbe sich weiter bewegt, wird das ursprüngliche Vorderende eingezogen und das seitliche Pseudopodium wird zu dem neuen Vorderende.

Die Amöbe kann 20—40 μ, selbst 60 μ Länge erreichen; kleinere ruhende Individuen mit lappigem Umriß messen 8—24 μ im Durchmesser (nach Dobell oft nur 3—5 μ).

In dem sehr flüssigen Entoplasma unterscheidet man einen rundlichen Kern mit Binnenkörper und zahlreiche Vakuolen. Der Kern hat einen Durchmesser von 4,4 μ. Nach Dobell verliert der Kern bei den heranwachsenden Formen seinen Binnenkörper. Die kleinen Formen teilen ihren Kern durch eine primitive Mitose (Fig. 686). Die Nahrungsvakuolen enthalten allerhand Detritus aus dem Darminhalt, und nach meinen Erfahrungen vielfach ebenfalls im Froschdarm parasitierende Flagellaten (Trichomonas etc.), welche die Amöbe — wie man leicht beobachten kann — durch Umfließen mit den Pseudopodien aufnimmt.

Während die kleinen Individuen sich nach Dobell häufig encystieren, haben nach ihm die großen die Fähigkeit dazu verloren, degenerieren regelmäßig und sterben ab. Die Cysten enthalten außer einer großen Vakuole zunächst einen Kern, der viel Chromatin an das Plasma abzugeben scheint und sich zweimal teilt. Die Cyste wird in vierkernigem Zustand entleert und scheint bei neuer Infektion 4 junge Amöben zu produzieren.

Entamoeba ranarum bewohnt den Darm von Rana esculenta vom Magen (nach meinen Beobachtungen) bis zum Anus (nach Grassi).

Fig. 685.

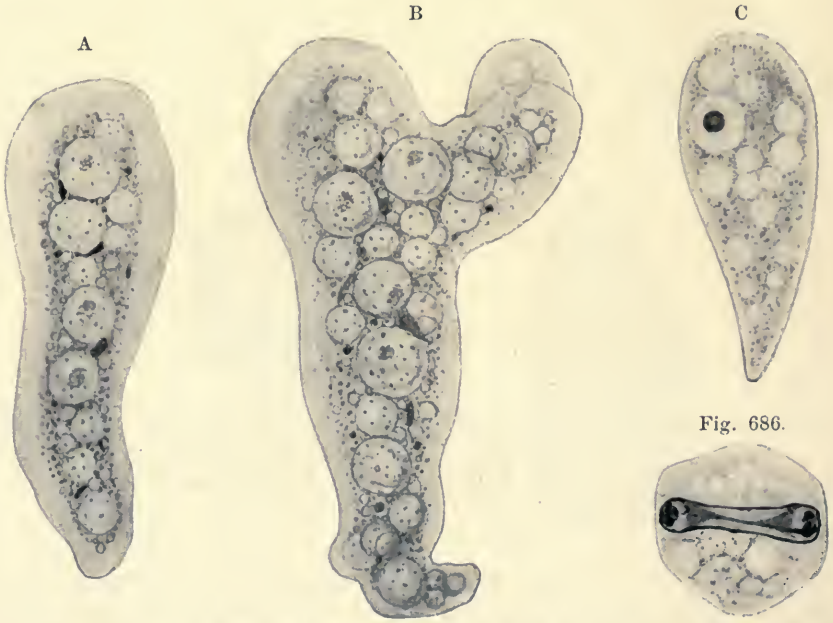



Fig. 686.



Fig. 685 A—C. Entamoeba ranarum Gr. Original A und B nach dem Leben, C nach gefärbtem Präparat (Eisenhämatoxylin). Exemplare aus der Umgebung von München. (Vergr. 1000.)

Fig. 686. Entamoeba ranarum Gr. Kernteilung. (Nach Dobell.)

Sie wurde in Italien, England und Deutschland gefunden.

Nach dem Befinden der infizierten Frösche und nach ihrer Ernährung zu schließen, ist sie ein harmloser Kommensale.

**Entamoeba testudinis** Hartmann wurde in Testudo graeca gefunden. Sie mißt 50—70 μ im Durchmesser und erinnert im Aussehen sehr an E. dysenteriae.

### Entamoeba bovis (Liebetanz).

1905 Amoeba bovis Liebetanz, Die parasitischen Protozoen des Wiederkäuermagens. In: Berl. tierärztl. Wochenschr. No. 18.

Eine Amöbe von ca. 20 μ Durchmesser, welche im Magen von Rindern gefunden wurde. Ihr häufiges Vorkommen wurde durch Braune (1914) festgestellt.

**Entamoeba blattae** (Bütschli).

1878 Bütschli, O., Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 30. p. 273.
1879 Leidy, I., On Amoeba blattae. In: Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia.
1905 Schubotz, Beiträge zur Kenntnis der Amoeba blattae und A. Proteus. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 6. p. 1.
1910 Mercier, L., Contribution à l'étude de l'amibe de la Blatte. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 20. p. 143.

Diese nicht seltene parasitische Amöbe ist vor allem durch zwei auffallende Merkmale gekennzeichnet: durch eine merkwürdige faserige Struktur im Plasma und durch den Mangel an Nahrungsvakuolen. Auch ist die Bewegung sehr träge, und es werden nur wenige breitlappige Pseudopodien gebildet.

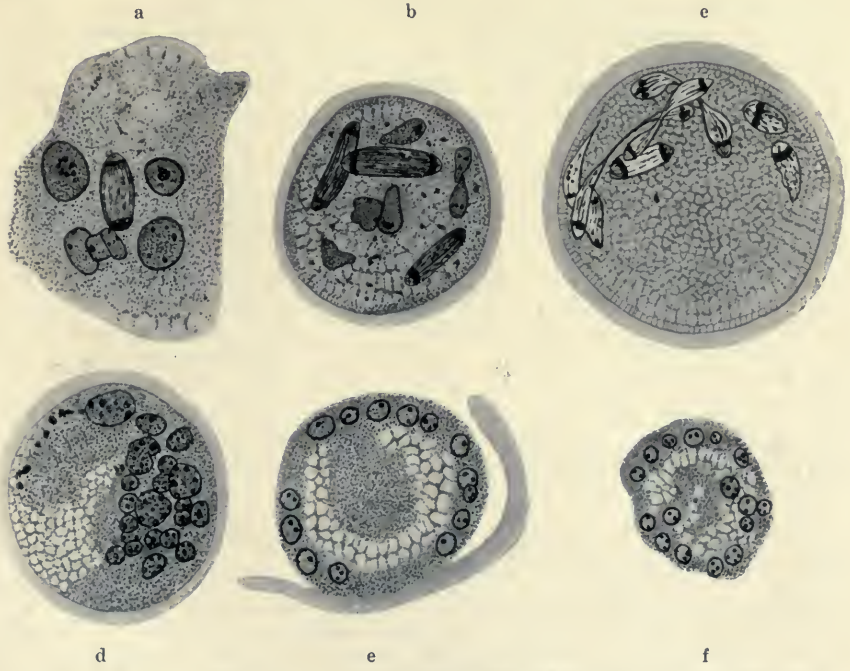



Fig. 687 a—f. Stadien von Entamoeba blattae Bütschli. a Freies Tier, mehrkernig mit Mitose. b u. c Kernteilungen in Cysten. d Vielkernige Cyste. e Platzen der Cyste. f Nackter vielkerniger Körper. Vergr. 900. (Nach Mercier.)

Entamoeba blattae erreicht einen Durchmesser von 80—120 μ, doch sind die Individuen meist kleiner (ca. 12—50 μ). Beim lebenden Tier ist kein Unterschied zwischen Ekto- und Entoplasma erkennbar. Die Faserung des Plasmas, welche für diese Amöbe so charakteristisch ist, wird durch das Vorhandensein eines sehr stark lichtbrechenden Bestandteiles im Plasma verursacht, welcher bald in Schollen und Inseln abgesondert, bald mit dem übrigen Plasma innig durchmischt erscheint.

In der Regel ist die Amöbe einkernig, doch finden sich auch Exemplare mit mehr (4—20) Kernen. Bei einkernigen ist der Kern groß (10—20, höchstens 30 μ Durchmesser) und von kugeliger oder ellipsoidischer Form. Er ist durch eine auffallend dicke Kernmembran ausgezeichnet (1—2 μ dick) (vgl. Fig. 7, S. 19). Der Kern

von A. blattae zeigt eine zentrale Zone, in welcher nach Janicki ein kleines Karyosom liegt; die zentrale Masse ist chromatinarm, das gesamte Chromatin peripher angehäuft; dort finden sich auch die in der Mehrzahl vorhandenen, 2—5 μ im Durchmesser messenden Nukleolen. Kontraktile Vakuolen waren von Bütschli in der Mehrzahl angegeben; ihr Vorkommen wird von neueren Untersuchern bestritten.

Ueber die Fortpflanzung sind in der letzten Zeit mehrere Arbeiten erschienen, ohne daß durch sie die Entwicklungsgeschichte der interessanten Form vollkommen aufgeklärt wäre. Agame Zweiteilung ist beschrieben, ferner die Bildung von vielkernigen Cysten, welche aus den vielkernigen freibeweglichen Formen entstehen. Die Cysten haben einen Durchmesser von 30, 40—70 μ. Sie besitzen eine zarte, ziemlich dicht anliegende Hülle von 2—3 μ Dicke, welche vollkommen durchsichtig, aber trotzdem sehr derb und widerstandsfähig ist. Das Plasma in den Cysten ist, wie das der freibeweglichen, aus den beiden Protoplasmaformen gebildet, von denen die dichte, dunkle, in der Mitte gelagerte, meistens die Kerne umschließt, während die weniger stark lichtbrechende peripher gelagert ist. In den Cysten findet man 20—30 Kerne, welche 4—6 μ Durchmesser haben, eine viel feinere Membran besitzen als die Kerne der freien Amöben, und im Zentrum nicht die schwach färbbare Region zeigen, sondern ziemlich gleichmäßig strukturiert sind.

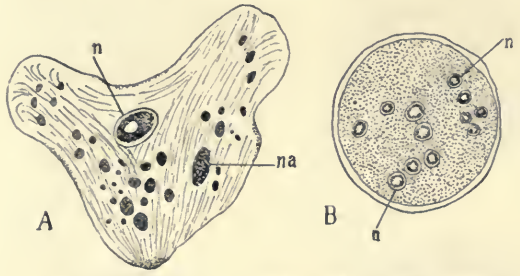



Fig. 688 A u. B. Entamoeba blattae Bütschli. A Freies Tier. B Cyste (nach Bütschli). *n* Kerne. *na* Nahrungspartikel.

Schon Bütschli und Grassi betrachteten diese Cysten als in den Entwicklungskreis der Entamoeba blattae gehörig; wir können dies heute als sicher annehmen, und wenn sich die Angaben von Mercier bestätigen lassen, so haben wir sie als Gametencysten zu betrachten. Nach diesem Autor nämlich löst sich die Cystenhülle nach Verfütterung im Darm der Küchenschaben ab, die Kerne ordnen sich an der Peripherie des Plasmas an, um jeden Kern kugelt sich eine Plasmapartie ab, und es befreien sich schließlich kleine amöboide Schwärmer von der zentralen Plasmamasse. Diese sind Gameten, sie kopulieren, und aus der Zygote, welche amöboid bleibt, geht durch allmähliche Umwandlung und Wachstum die typische, erwachsene E. blattae hervor. Doch ist die Kopulation nicht direkt beobachtet worden; ebensowenig wurden Reifungserscheinungen der Kerne verzeichnet.

In dem Plasma der Amöbe befinden sich zahlreiche Nahrungspartikel (Fig. 688 A *na*), welche nach Grassi aus Stärkekörnern, Sporen, Pilzmycelien und Bakterien bestehen. Diese kommen aus dem Darm des Wirtes, der Küchenschabe (Russen, Schwaben, Blatta [Periplaneta] orientalis), wo die Amöbe in Gesellschaft von Würmern, Infusorien und Flagellaten den erweiterten Anfangsteil des Enddarms, unmittelbar hinter der Einmündungsstelle der Malpighischen Gefäße, bewohnt; im Vorder- und Mitteldarm wird sie nicht gefunden.

Die Nahrung der Küchenschabe, dieses parasitenreichen Hausinsektes, besteht zum großen Teil aus stärkemehlhaltigen Stoffen; Mehl, angeschimmeltes Brot, Kartoffelreste etc. werden von ihm, besonders in den Bäckereien und Mühlen, seinem bevorzugten Aufenthaltsort, gefressen. Dazwischen finden sich Hefen, kleine Flagellaten usw. Die Nahrungskörper im Innern der Amöbe sind also dem normalen Darminhalt des Wirtes entnommen, wenn es auch nicht nachgewiesen ist, ob sie die Stärkekörner zu verdauen vermag.

Jedenfalls ist E. blattae nur ein harmloser Kommensale, welcher seinen Wirt nicht schädigt. Meist sind nicht sehr viele Individuen vorhanden, doch kommen auch recht reichliche Infektionen vor. Meist sind an einem Ort nicht alle Schaben infiziert, sondern nur 5—20 Proz. der untersuchten Exemplare.

Die Art scheint weit verbreitet zu sein. Sie wurde in Deutschland (in Baden, Preußen, Bayern), in Frankreich, England, Rußland, Italien und in Nordamerika gefunden. Sie wird wohl ebenso kosmopolitisch geworden sein, wie ihr Wirt.

## Gattung: **Pelomyxa** Greeff.

1874 Greeff, Arch. f. mikr. Anatomie. Vol. 10. p. 51. (Angeblich Chaos-Linnaeus 1767.)

Diese Gattung enthält meist große Amöbenarten, welche sich in stumpfer, breitlappiger Form langsam bewegen. Sie fließen resp. rollen meist ohne Pseudopodienbildung dahin, indem sie gegen das Vorderende zu angeschwollen erscheinen. Sie sind zwei- bis vielkernig. Ihr Plasma ist meistens nicht deutlich in Zonen geschieden und ist mit vielen Körpern von verschiedener Art angefüllt, vor allem mit kleinen Sand- und Schlammpartikeln, oft auch mit stäbchen- oder bakterienartigen Körpern sowie mit den sogenannten Glanzkörpern; letztere sind Gebilde von glykogenartiger Substanz, welche aus dem Kerne stammen (nach Goldschmidt). Nach Stolc und Bott sind sie als Reservestoffbehälter aufzufassen, welche bei Fütterung anschwellen, bei Hunger abnehmen. Eine kontraktile Vakuole ist nicht nachgewiesen.

Agame Fortpflanzung erfolgt durch Zweiteilung resp. Plasmotomie. Andere agame Fortpflanzungsformen sind unbekannt. Gametenbildung ist unten für P. palustris angegeben, doch unsicher.

Die Pelomyxa-Arten sind Bewohner stark fauligen Süßwassers.

### **Pelomyxa palustris** Greeff.

1874 Greeff, R., Pelomyxa palustris, ein amöbenartiger Organismus. In: Arch. f. mikr. Anatomie. Vol. 10.

1906 Bott, K., Ueber die Fortpflanzung von Pelomyxa palustris. Arch. f. Protistenkunde. Vol. 8. p. 120. (Dort die wichtigste Literatur.)

Diese größte Amöbe, welche ich als Beispiel einer vielkernigen Amöbe aufführe, erreicht einen Durchmesser von 3—15 mm. Ihr Umriß ist meist ein sehr einfacher, indem ihr ganzer Körper in der Bewegung gleichsam ein einziges breit abgerundetes Pseudopodium darstellt. Meist ist im Leben kein deutlicher Unterschied zwischen Ektoplasma und Entoplasma erkennbar. Das Innere des Entoplasmas ist von zahlreichen Vakuolen erfüllt.

Es sind zahlreiche Kerne vorhanden, bei sehr großen Exemplaren oft über 100, welche klein, bläschenförmig und mit deutlichem zentralen Binnenkörper versehen sind.

Im Plasma sind viele „Glanzkörper“ und bakterienähnliche Stäbchen enthalten. Die Individuen sind in der Regel mit vielerlei Fremdkörpern, Schlamm- und Sandpartikeln, pflanzlichen Resten, Stärkekörnern etc. erfüllt und sind infolgedessen oft bräunlich bis schwärzlich gefärbt und vollkommen undurchsichtig.

Greeff, Penard, Bott und andere haben beobachtet, daß aus den Pelomyxen zuzeiten kleine Amöben in Massen auskriechen. Sie

Fig. 689. Fig. 690.

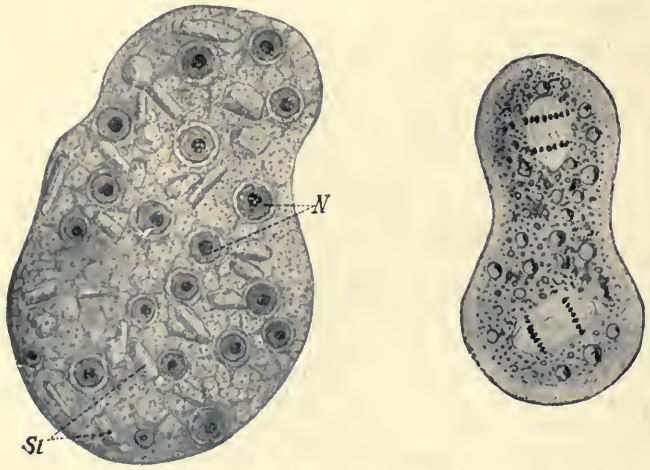



Fig. 689. Pelomyxa palustris, vielkernige Amöbe. *N* Kerne. *St* ins Plasma aufgenommene Steinchen. (Original nach dem gefärbten Präparat.)

Fig. 690. Pelomyxa binucleata Gruber. Individuum mit simultaner Teilung der beiden Kerne. (Nach Schaudinn aus Doflein und Prowazek.)

fassen dies als eine Fortpflanzungsform der Pelomyxen auf. Bott beobachtete Entstehung dieser kleinen Amöben aus „Keimkugeln“, deren Leib sich aus den Pelomyxakernen bildet, während der Binnenkörper des Kerns den Kern liefert, welcher zwei Reduktionsteilungen durchmacht, worauf das ganze Gebilde sich mit einer eigenartig skulptierten Hülle umgibt. Aus derselben und aus dem Körper der Pelomyxa kriechen dann die kleinen Amöben hervor, welche heliozoenartig mit strahligen Filopodien umgeben sind. Es sind nach Bott die Gameten. Je zwei kopulieren und aus der heranwachsenden Zygote soll sich wieder eine Pelomyxa entwickeln. Es ist nicht ausgeschlossen, daß Täuschung durch Parasitismus vorliegt.

Ziemlich häufig in stehenden Gewässern, auf schlammigem Grund, besonders in ziemlich stark fauligem Wasser.

### **Pelomyxa binucleata** Gruber.

1884 Amoeba binucleata Gruber, A., Studien über Amöben. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 41. p. 208.

1895 Amoeba binucleata Schaudinn, F., Ueber die Teilung von A. binucleata. In: Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin. No. 6. p. 130.

Diese Form gehört offenbar in die Gattung Pelomyxa, mit welcher sie auch an gleichem Ort vorkommt. Sie ist besonders interessant durch ihre Zweikernigkeit und die simultane mitotische Teilung der Kerne (vgl. Fig. 264 A—C, S. 262, und Fig. 690).

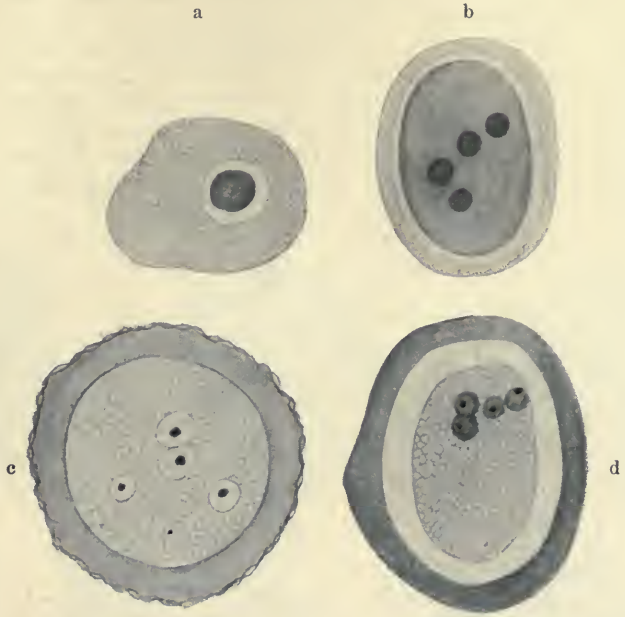



Fig. 691 a—d. Malpighiella refringens Minchin. a u. b Amöbe und Cyste nach dem Leben. b Cyste dünnwandig und oval. c u. d Dickwandige Dauercysten. Rund und oval. Vergr. 3000. (Nach Minchin.)

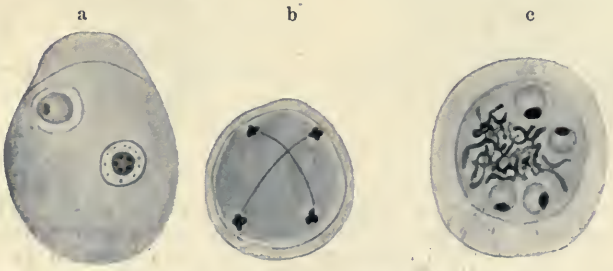



Fig. 692 a—c. Malpighiella sp. aus dem Blutegel. a Amöbe. b Cyste mit Teilungsspindeln. c Dickwandige Cyste mit 4 Kernen und Chromidien (?). Vergr. ca. 1400. (Nach Alexeieff.)

## Gattung: **Malpighiella** Minchin.

1910 Minchin, in: Festschr. zum 60. Geburtstag Richard Hertwigs. Jena. S. 291.

In den Malpighischen Gefäßen des Rattenflohs findet sich nach Minchin oft in großen Mengen ein kleiner amöboider, einkerniger Organismus von etwa 8—12 μ Durchmesser, Malpighiella refringens Minch. Er verhält sich vollkommen wie eine Amöbe, mit Ausnahme der Nahrungsaufnahme. Da im Plasma keine Nahrungsvakuolen

nachgewiesen wurden, auch in den Malpighischen Gefäßen keine geformte Nahrung zur Verfügung steht, so wird saprosmische Ernährung angenommen. Die Vermehrung erfolgt in freiem Zustand durch Zweiteilung und ferner durch Vermehrungscysten. Letztere sind oval oder kugelig; erstere haben einen Durchmesser von 10—12 μ auf 7—8 μ. Im Verlauf der Entwicklung werden sie in der Regel vierkernig (Fig. 691). In den Malpighischen Gefäßen des Flohs finden sich proximal die amöboiden Zustände und dünnwandige Cysten, gegen die Mündung in den Darm Cysten mit dicker braungelber Hülle. M. refringens wurde in Ceratophyllus fasciatus gefunden.

Eine ähnliche Form fand Alexeieff in der Vagina des Blutegels Hirudo medicinalis und beschreibt bei ihr interessante Stadien

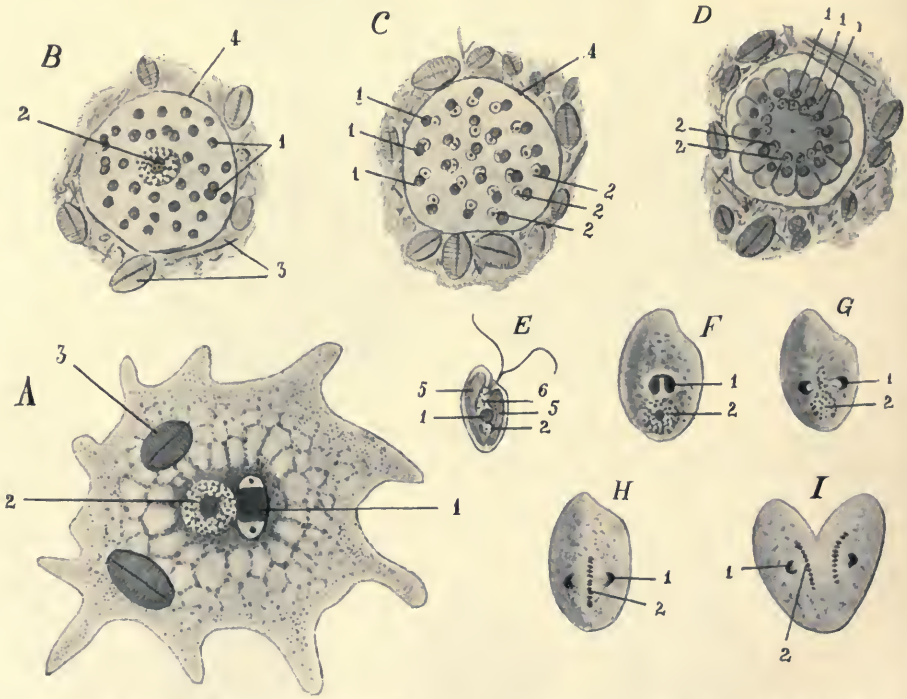



Fig. 693 A—I. Paramoeba Eilhardi Sch. A Tier vor der Teilung. *1* Nebenkörper. *2* Kern. *3* gefressene Diatomeen. B—D Phasen der multiplen Vermehrung innerhalb der Cyste. *4* Cystenhülle. E Schwärmer. F—I deren Teilung. *5* Chromatophoren. *6* Stigma. (Nach Schaudinn aus Lang.)

die Kernteilung, Malpighiella sp., nicht benannt, vielleicht identisch mit M. refringens (Fig. 692).

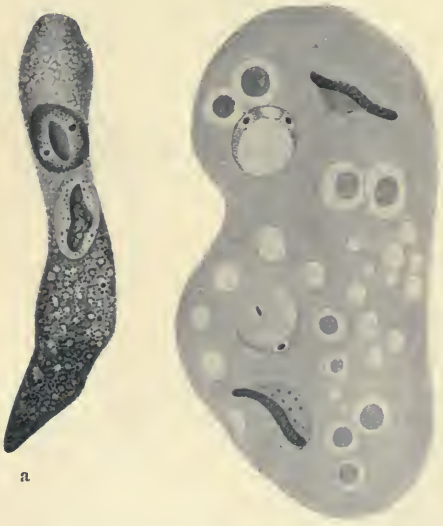
Die Zugehörigkeit dieser kleinen, noch nicht ausreichend studierten Formen zu den Amöbinen kann nicht als gesichert betrachtet werden.

### 3. Familie: **Paramoebidae.**

Aus den neuen Untersuchungen Janickis geht mit Sicherheit hervor, daß die Gattung Paramoeba Formen von relativ kompliziertem Körperbau umfaßt, welche kaum mit den echten Amöben ganz eng

zusammenzufassen sind. Doch ist immer noch zu wenig über sie bekannt, um ihre Verwandtschaftsverhältnisse klar erkennen zu können. Jedenfalls darf man sie als besondere Familie vorläufig zusammenfassen. Die Paramöben sind außer dem Kern mit einem kernähnlichen Nebenkörper ausgestattet; dieser vermehrt sich durch einen komplizierten Zweiteilungsvorgang, wobei er in eigenartige Beziehungen zur Spindel des eigentlichen Kerns treten kann. Auch sollen begeißelte Gameten vorkommen, deren Zugehörigkeit zu den Arten jedoch problematisch ist. Bis jetzt sind drei Arten bekannt, eine freilebend im Meer, zwei in Chätognathen (Pfeilwürmern) parasitisch.

Fig. 694.



a

Fig. 695 a, b u. c.

b

Fig. 694 a u. b. a Paramoeba pigmentifera (Grassi). b P. chaetognathi (Gr.) Teilungsstadium mit geteiltem Kern und „Nucleus secundus". Vergr. 1000. (Nach Janicki.)

Fig. 695 a—c. „Gameten" von Paramoeba pigmentifera. b u. c Teilungsstadien, eigenartige Spindelbildung von Kern und Nebenkörper. Vergr. 1500. (Nach Janicki.)

## Gattung: **Paramoeba** Schaudinn.

1896 Schaudinn, F., Ueber den Zeugungskreis von Paramoeba Eilhardi n. g. n. sp. In: Sitzungsber. der K. Pr. Akad. d. Wiss. Berlin. p. 31.

Diese eigenartige Gattung ist nach Schaudinn charakterisiert (in der von ihm beschriebenen Art P. Eilhardi aus Seewasseraquarien) durch einen eigenartigen Nebenkörper neben dem Kern (vgl. Fig. 693 A), welcher sich wie ein Centrosoma verhält, und durch die Fortpflanzung. Außer der gewöhnlichen Zweiteilung findet nämlich noch Teilung in einer Cyste statt. Kern und Nebenkörper werden in zahlreiche Teilprodukte geteilt, welche sich so zusammenfinden, daß je ein Kern und Nebenkörper sich nebeneinander lagern. Der Teilungsmodus beider wurde nicht beobachtet. Aus der Cyste schlüpfen

kleine, farblose zweigeißelige Flagellaten aus, welche je einen Kern und Nebenkörper besitzen und nach einiger Zeit 2 braungelbe Chromatophoren aufweisen. Die Flagellatengeneration, welche also sehr an Cryptomonas erinnert, vermehrt sich durch Längsteilung. Aus den Flagellaten gehen wieder chromatophorenlose Amöben hervor.

Die Angaben über das Verhalten der Chromatophoren mahnen sehr zur Vorsicht und erregen den Verdacht, daß 2 verschiedene Formen kombiniert wurden.

Die von Janicki untersuchten Arten P. pigmentifera Gr. und P. chaetognathi Gr. (Fig. 694) waren von Grassi als Parasiten von Pfeilwürmern entdeckt worden. Es sind sehr merkwürdige Organismen, bei denen der Bau des Nebenkörpers und seine Teilungsvorgänge sehr schwer zu deuten sind. Beim Studium der Abbildungen gewinnt man fast den Eindruck, es müsse sich um einen symbiotischen Organismus handeln. Wegen der an Kernteilung erinnernden Teilungserscheinungen des Nebenkörpers bezeichnet ihn Janicki als einen „Nucleus secundus". Bei P. pigmentifera im gleichen Wirt fand Janicki Gebilde, welche in der Organisation sich an Paramoeba anschließen, kleiner sind und Geißeln tragen. Er vermutet in ihnen Gameten (Fig. 695).

Craig beschrieb aus dem Darm des Menschen auf den Philippinen einen Organismus, den er Paramoeba hominis nannte. Es handelte sich dabei wohl unzweifelhaft um irrtümliche Kombination von Darmamöben mit Flagellaten. Aehnliches ist seither nicht mehr beobachtet worden.

## II. Ordnung:

## **Rhizomastigina** Bütschli.

Die Rhizomastiginen sind eine Gruppe eigenartiger Organismen, welche Charaktere der Mastigophoren und Rhizopoden vereinigen. Nach ihren Merkmalen könnte man sie mit demselben Recht unter ersteren wie unter letzteren einreihen. Es scheint, daß sie eine kleine selbständige Formenreihe bilden, welche relativ hochdifferenzierte Vertreter einschließt. Die einfachen Formen schließen sich an Bistadiiden und damit an niedere Mastigophoren eng an. Alle sind durch den Besitz von 1—2 Geißeln und amöboide Beweglichkeit des Körpers ausgezeichnet. Ein geißelloser Zustand ist unbekannt. Sie sind einkernig. Die niederen Formen haben einen Karyosomkern wie die niederen Mastigophoren und Rhizopoden alle; die höheren Formen haben komplizierter gebaute große Kerne.

Eigenartig sind vielfach die Verankerungsvorrichtungen der Geißeln; Rhizoplaste, Verbindung mit den Kernen usw. kommen vor.

Viele Formen zeichnen sich durch Borstenbildungen und andere Differenzierungen der Pellicula aus. Im Habitus gleichen sie meist Amöbinen. Die Ernährung ist holozoisch, durch Aufnahme von Algen, Diatomeen, Protozoen, Bakterien und Detritus.

Die Fortpflanzung erfolgt durch Zweiteilung in freibeweglichem Zustand und ähnelt sehr der Amöbenteilung. Auch Teilung in ruhendem Zustand ist beschrieben worden.

Geschlechtliche Vorgänge hat Goldschmidt angegeben; es sollen Gametenkerne durch freie Kernbildung aus einer Chromidial-

masse entstehen, während der eigentliche Zellkern zugrunde geht. In den Muttertieren sollen sich im Plasma Mikro- und Makrogameten bei verschiedenen Individuen bilden, welche ausschlüpfen und dann kopulieren sollen. Ich habe den Eindruck, daß eine Verwechslung mit Parasiten vorliegt.

Früher wurden zahlreiche Formen verschiedenster Herkunft zu den Rhizomastiginen gerechnet, so Stadien von Mycetozoen, Bistadiiden, Helioflagellaten usw. Heute erblicken wir in einer kleineren Gruppe von Gattungen die Repräsentanten der Ordnung.

Fig. 696.

Fig. 696 a u. b. Mastigamoeba invertens Klebs. a Vorwärts schwimmendes Flagellatenstadium, b kriechendes amöboides Stadium mit rückwärts gerichteter Geißel. (Nach Klebs.)

Fig. 697.

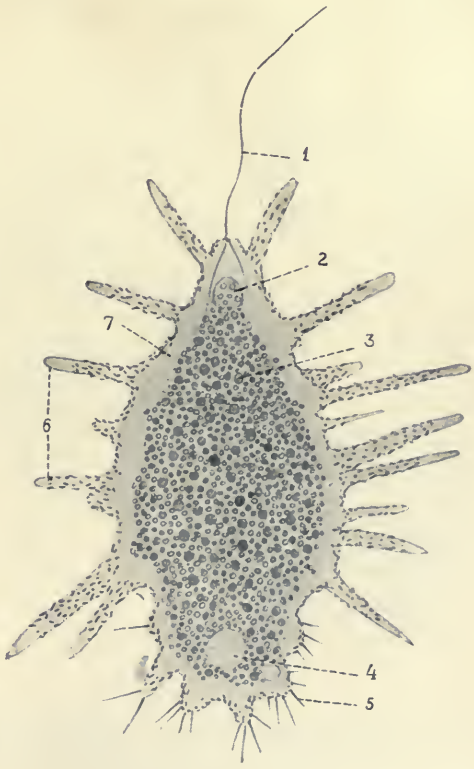



Fig. 697. Mastigamoeba aspera F. E. Schulze. *1* Geißel, *2* Kern, *3* Entoplasma, *4* kontraktile Vakuole, *5* borstenartige Fortsätze, *6* Pseudopodien, *7* Ektoplasma, bedeckt mit feinen Körnchen. (Nach F. E. Schulze aus Lang.)

1) Eingeißelige Formen:

Mastigamoeba F. E. Schulze.

Amöbenartige Formen mit der Fähigkeit, fingerförmige Pseudopodien zu bilden. Geißel 3—10mal so lang wie der Körper, am Kern verankert. Körper oft mit stäbchenartigen Bildungen bedeckt. Süßwasser.

In dieser Gattung werden zahlreiche Arten von niederer und höherer Organisation vereinigt. Manche sind sehr einfach gebaut und schließen sich direkt an Bistadiiden an, während andere in Kernbau und Differenzierungen des Ektoplasmas sehr kompliziert sind. Es wird wohl in Zukunft nötig sein, die Arten auf mehrere Gattungen

zu verteilen: Mastigamoeba invertens Kl. (Fig. 696), M. aspera F. E. Sch. (Fig. 697).

Mastigina Frenzel (Mastigina setosa Goldschmidt).

Formen von rundlichem, walzenförmigem, breit gelapptem Umriß, mit dicker Pellicula. Bewegung rollend. Hautschicht bei manchen Formen mit radiären Stäbchen oder langen Borsten (Fig. 698). Süßwasser.

Mastigella Frenzel (Mastigella vitrea Goldschmidt).

Fig. 698. Fig. 699.

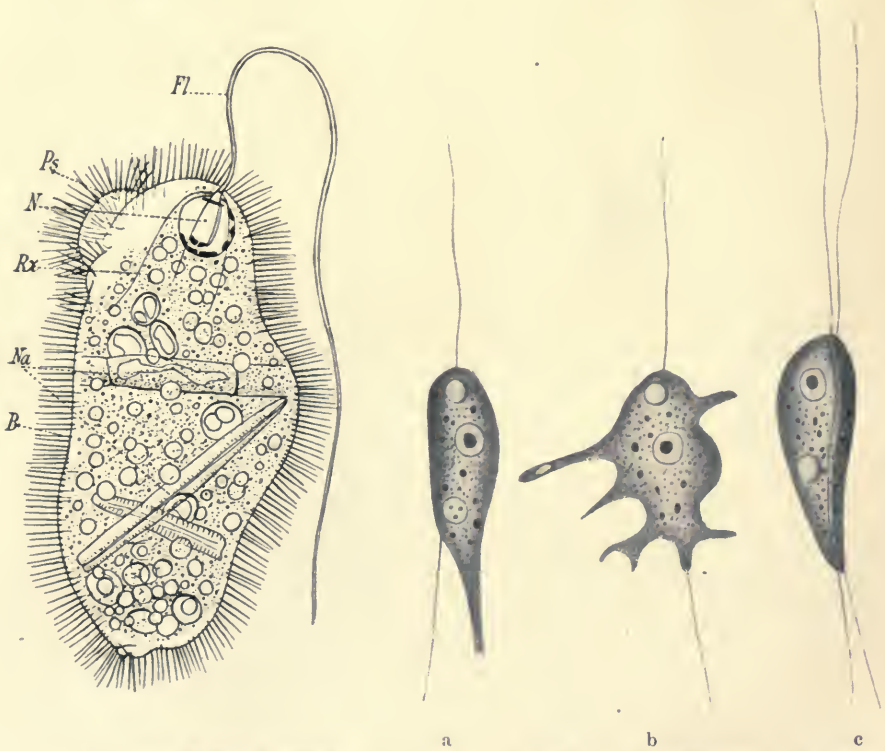



Fig. 698. Mastigina setosa. *B* Borsten. *Fl* Geißel. *Ps* Pseudopod. *N* Kern. *Rz* Rhizoplast der Geißel. *Na* Nahrungskörper (gefressene Algen). (Nach Goldschmidt.)

Fig. 699 a—c. Cercobodo longicauda (Duj.). a Freischwimmendes Stadium, b amöboides Stadium, c Längsteilung. (Nach Klebs.)

Formen von sehr wechselndem Umriß, vielfach lebhafter Pseudopodienbildung. Eine oder mehrere Geißeln vorhanden, welche von dem in Einzahl vorhandenen Kern völlig unabhängig sind. Süßwasser.

2) Zweigeißelige Formen:

Cercobodo Krassilstschick.

Nackte, einfach gebaute Formen mit amöboidem Körper. Mit einer nach vorn gerichteten Schwimm- und einer nachgezogenen Schleppgeißel. Bläschenförmiger Karyosomkern. Basalkorn der Geißeln durch zwei Rhizoplasten mit dem Kern verbunden. Kontraktile Vakuole vorhanden. Längsteilung beschrieben, ebenso Dauercysten.

Cercobodo laciniaegerens Krass., C. longicauda Stein (Fig. 699), C. ovatus Klebs.

Vielleicht gehören einige aus Fäkalien beschriebene Formen hierher, so Dimastigamoeba asini Sab. u. Mur. und D. equi Sab. u. Mur. aus den Faeces von Esel und Pferd.

### III. Ordnung:

## **Heliozoa** Haeckel.

Die Heliozoen gehören zu den bestbekannten Rhizopoden. Sie verdanken ihren Namen der Form ihres Körpers, welcher kugelig ist und von welchem nach allen Seiten die Pseudopodien wie Strahlen

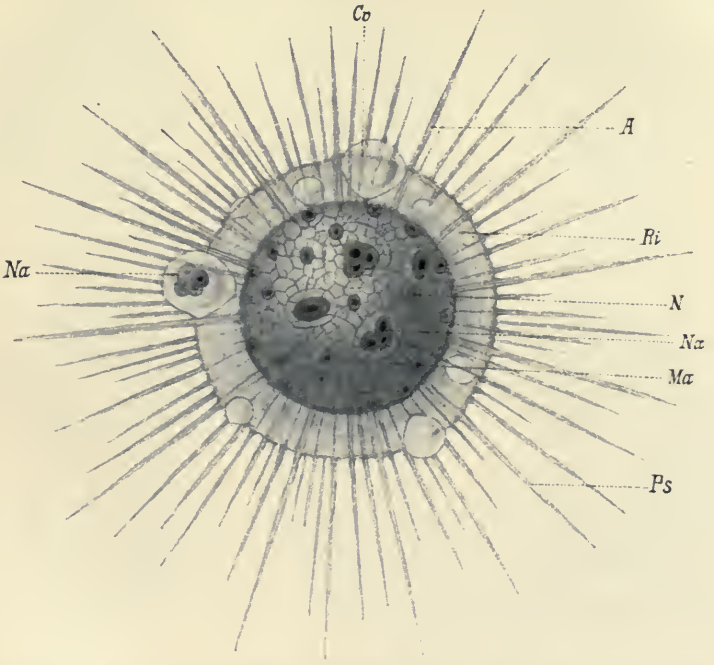



Fig. 700. Actinosphaerium Eichhorni. Nach dem lebenden Objekt. (Original.) *Ri* Rindensubstanz = Ektoplasma. *Ma* Marksubstanz = Entoplasma. *Ps* Pseudopodien. *N* Kerne. *Na* Nahrungsvakuole. *Cv* kontraktile Vakuole. *A* Achsenfaden im Pseudopodium. Vergr. 500.

abstehen. Kugelförmig mit radiär angeordneten Pseudopodien sind alle höheren Helizoen, während die niederen Formen zwar die Tendenz zeigen, diese Form anzunehmen, aber in Anpassung an ihre besonderen Lebensbedingungen mancherlei amöboide Formänderungen erfahren können. Eine aus Kieselsäure bestehende Hülle kann vorhanden sein oder fehlen; die Pseudopodien sind wohl stets Axopodien. Körnchenströmung ist oft sehr gut sichtbar, Neigung der Pseudopodien zu Anastomosenbildung und Verzweigung ist nur bei den niederen Heliozoen beobachtet. Die Achsenfäden der Axopodien endigen entweder frei im Plasma oder finden einen Stützpunkt an Zellkernen oder an dem bei manchen Formen vorkommenden Zentralkorn

Das Körperplasma zeigt meist eine Scheidung in zwei Regionen, Ekto- und Entoplasma, welche auch als Rinden- und Marksubstanz unterschieden werden. Das Ektoplasma ist gröber vakuolisiert und grobkörniger, als das mit kleineren Vakuolen versehene feinkörnige Entoplasma. Das Entoplasma enthält die Kerne, welche bläschenförmig sind und bei den niederen Formen einen zentralen Binnenkörper besitzen. Es gibt einkernige und mehr- bis vielkernige Heliozoen.

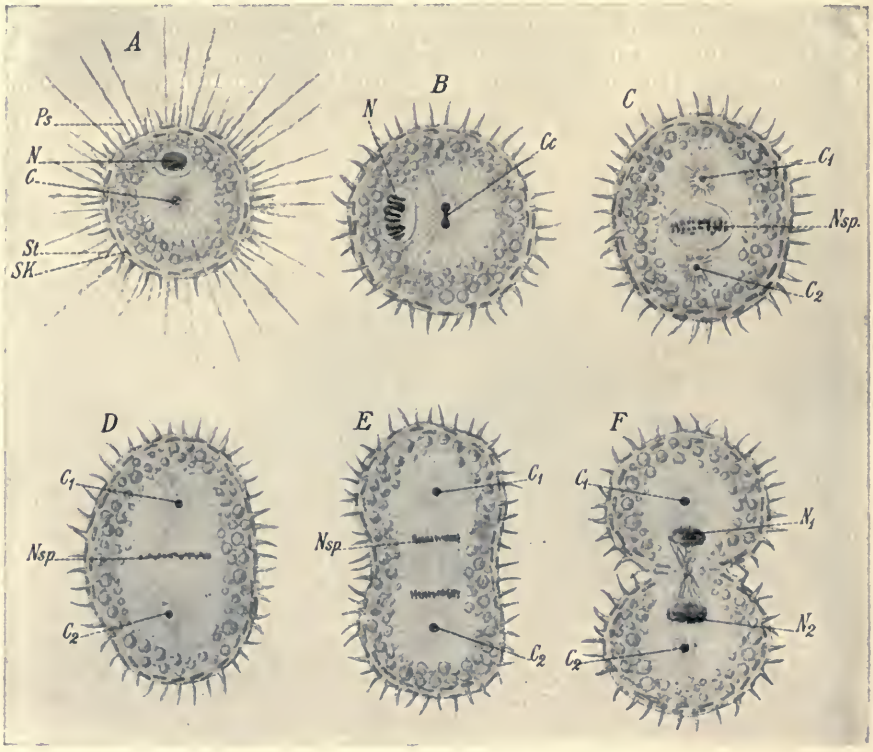



Fig. 701 A—F. Teilung des Heliozoons Acanthocystis aculeata Hertwig u. Less. Zur Demonstration des Verhaltens von Zentralkorn und Strahlung. *N* Kern. *C* Zentralkorn. *Cc* Teilung des Zentralkorns. $C_1$ $C_2$ Zentralkorn je eines Tochtertieres. *Ps* Pseudopodien. *Nsp* Kernspindel. $N_1$ $N_2$ Kerne eines Tochtertieres. *St* Stacheln. *SK* Skelettelemente. (Nach Schaudinn.)

Es scheint, daß auch in dieser Rhizopodengruppe niedere Formen mit einfachem Karyosomkern sich von den höheren mit komplizierter gebautem Kern unterscheiden.

Im Entoplasma liegen oft Massen einer stark lichtbrechenden und färbbaren chromidienartigen Substanz. Das ist besonders in krankhaften und degenerierenden Tieren der Fall. Im Ektoplasma finden sich eine oder mehrere kontraktile Vakuolen.

Die Hüllen der Heliozoen bestehen in manchen Fällen aus Gallerte, welche auch Fremdkörper (Diatomeenschalen, Sandkörner) einbeziehen kann. Außerdem kommen kieselige Skelette vor, welche entweder aus zahlreichen lockeren Gebilden zusammengefügt oder solid sind,

indem sie eine Gitterkugel mit zahlreichen runden oder polygonalen Löchern bilden. Im ersteren Fall kommen als Skelettelemente Kugeln, Scheibchen, Plättchen, Nadeln, solide und hohle Stacheln aus Kieselsäure vor. Die Form der Nadeln und Stacheln ist eine sehr mannigfaltige, sie gleichen Sicheln, Trichtern, Gabeln, Kopfnadeln etc. Während die übrigen Elemente konzentrische Schichten um den Heliozoenkörper bilden und zum Teil tangential gelagert sind, stehen die Stacheln radial zwischen den Pseudopodien und erhöhen den sonnenartigen Eindruck der Tierchen.

Während die Mehrzahl der Arten freibeweglich, zum Teil im Wasser schwebend lebt, sind einige Gattungen festsitzend und gestielt, wenige haften und kriechen an Unterlagen.

Die Heliozoen leben holozoisch durch Aufnahme geformter Nahrung; sie fangen und nehmen mit den Pseudopodien allerhand kleine Protisten auf, die größeren Formen, wie Actinosphaerium, auch kleine

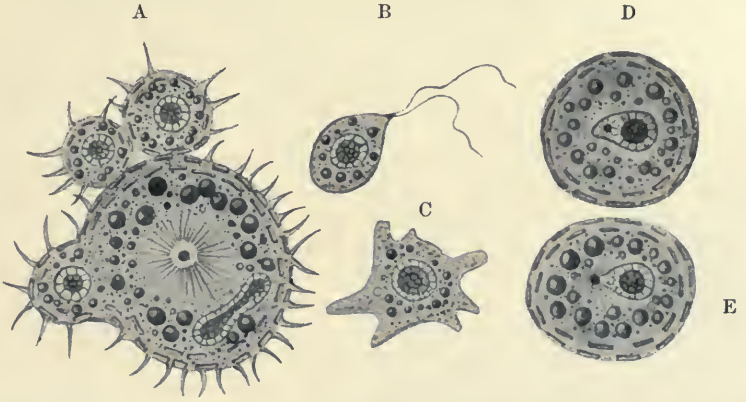



Fig. 702 A—E. Acanthocystis aculeata. A Knospenbildung. B Aus einer Knospe entstandener zweigeißeliger Schwärmer, C dessen Umwandlung in eine amöboide Form. D und E Bildung des Zentralkorns aus dem Kern in einer Knospe. (Nach Schaudinn.)

Metazoen. Manche Formen sind grün gefärbt durch den Besitz von symbiotischen Algen. Parasitische Heliozoen sind bisher mit Sicherheit nicht bekannt geworden.

Die agame Fortpflanzung findet durch Teilung und Knospung statt. Bei den vielkernigen Formen handelt es sich um Plasmotomie. Bei den einkernigen Formen wird der Kern, und wenn ein Zentralkorn vorhanden ist, auch dies bei der Körperteilung geteilt (vgl. Fig. 701). Bei der Knospung sind die entstehenden Individuen der betreffenden Arten zunächst ohne Zentralkorn; letzteres wird nach Angaben von Schaudinn aus dem Kern neu gebildet. Die bei der Knospung entstandenen Individuen können (z. B. bei Acanthocystis) zwei Geißeln bilden und als Schwärmer davonschwimmen (Fig. 702), was besonders bei niederen Formen verbreitet ist, bei denen zum Teil auch die erwachsenen Individuen Geißeln besitzen oder gelegentlich bilden.

Geschlechtliche Vorgänge sind nur bei den Aphrothoraca genauer studiert worden. Die eigenartige Form der Isogamie bei Actinosphaerium und Actinophrys ist oben (S. 189 und 224) geschildert

worden. Es kommt bei diesen Formen Hologamie resp. eine Art von Pädogamie vor, welche bei den vielkernigen Formen von der Bildung einkerniger Individuen ausgeht. Bei Actinosphaerium teilen sich diese Individuen in zwei Gameten (Fig. 229 u. 230, S. 223 u. 224), deren Kerne Reifungsteilungen mit typischer Richtungskörperbildung durchmachen, um sodann zur Zygote zu verschmelzen. Aus der Zygote schlüpft nach einer Ruheperiode dann ein schon mehrkernig gewordenes kleines Actinosphaerium aus. Alle diese Vorgänge erfolgen innerhalb gallertiger Cystenhüllen, welche kieselige Elemente eingelagert enthalten.

Ob bei anderen Gruppen Befruchtungsvorgänge vorkommen, ist nicht bekannt. Bei Wagnerella soll durch Kernknospung die Bildung zahlreicher Sekundärkerne erfolgen, welche zu den Kernen kleiner zweigeißeliger Gameten werden. Aus letzteren soll eine in der Gestalt Besonderheiten aufweisende zweite Generation hervorgehen. Ob die Beobachtungen diesen auf Grund von Analogieschlüssen angenommenen Zusammenhang genügend stützen, ist mir fraglich.

Die Heliozoen sind marine und Süßwassertiere, meist Bewohner der Strandregion, selten pelagisch vorkommend. Sie heften sich vielfach an Wasserpflanzen, Steinen u. dgl. dauernd oder vorübergehend an. Sie ziehen meist klares, sauerstoffreiches Wasser vor, doch kommen z. B. Actinophrys, Actinosphaerium und einige der niederen Formen in fauligem Sumpf- und Tümpelwasser oft mit Stentor, Amoeba Proteus, Frontonia etc. massenhaft vor. Die kleinen Formen sind besonders in torfigen Gewässern zu finden.

Es sind nur wenige Arten genauer studiert; daher ist die Systematik noch unsicher. Eine Gruppierung in Familien ist noch nicht möglich, doch ist eine Einteilung in 4 Unterordnungen nach R. Hertwig und Schaudinn durchzuführen, wobei sich die 1. Ordnung (Aphrothoraca) in vielen Eigenschaften den übrigen schärfer gegenüberstellt, so daß vielleicht einmal eine andere Einteilung der Rhizopoden auf diesen Spalt innerhalb der Heliozoen Rücksicht wird nehmen müssen.

Es ist jetzt üblich, die Ordnung in folgende vier Unterordnungen einzuteilen:

1. Unterordnung: Aphrothoraca R. Hertwig
2. „ Chlamydophora Archer
3. „ Chalarothoraca R. Hertwig und Lesser
4. „ Desmothoraca R. Hertwig und Lesser.

Die Einteilung ist wesentlich auf den Bau und die Gestalt der Hüllbildungen und Skelette basiert, welche auch bei der Unterscheidung der Gattungen eine Hauptrolle spielen.

Auch unter den Heliozoen betrachte ich diejenigen Formen als die ursprünglichsten, welche entweder zeitweise in geißeltragende Zustände übergehen oder doch solche Stadien als Schwärmer ausbilden. Vorläufig läßt sich auf Grund dieser Gesichtspunkte eine Neueinteilung noch nicht durchführen; ich denke dies bald an der Hand einer nahezu abgeschlossenen Spezialuntersuchung zu tun. Ich begnüge mich damit, jetzt die primitiven Heliozoen unter der alten Bezeichnung als Protomyxideen an den Anfang der Heliozoen zu stellen und die wichtigsten Formen kurz zu behandeln.

## A. **Protomyxidea** Ray Lankester em. Doflein.

Als Protomyxideen faßte Ray Lankester Formen zusammen, welche man schon lange für untereinander verwandt hält, die man aber an ganz verschiedenen Stellen des Systems anzuschließen suchte. Meist sah man in ihnen primitive Verwandte der Mycetozoen. Neuere Untersuchungen machen es aber immer klarer, daß es sich nicht um nahe Verwandte dieser hochdifferenzierten Gruppe handeln kann, sondern daß sie niederen Organismen: Flagellaten und niederen Rhizopoden viel näher stehen. Vor allem sind engste Beziehungen zu Heliozoen unverkennbar, ja es scheint mir, daß die Mehrzahl von ihnen mit echten niederen Heliozoen so nahe Beziehungen hat, daß wir sie ohne weiteres den Heliozoen eingliedern dürfen.

Viele der Formen, welche ich hierher rechne, kommen in zweierlei Gestalten vor: geißeltragend oder im Heliozoenstadium. Während sie

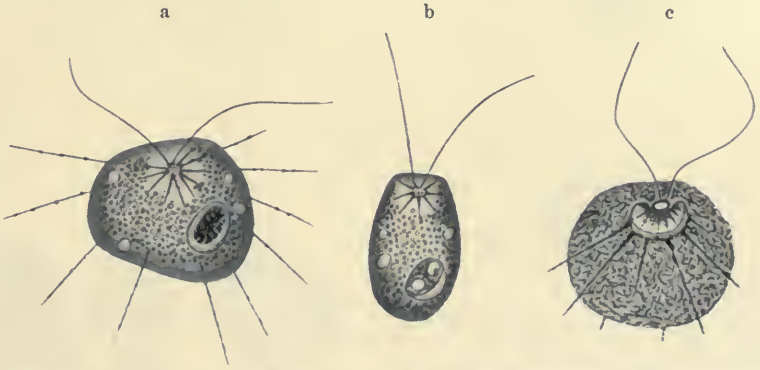



Fig. 703 a—c. Dimorpha mutans Grub. a Heliozoenzustand, b Flagellatenzustand, a und b nach dem Leben. c Heliozoenzustand nach gefärbtem Präparat. (Nach Blochmann.)

in ersterem im Bau Protomonadinen vollkommen entsprechen, gleichen sie in letzterem mit ihren Axopodien, ihrem zentrierten Körper, ihrem Kernbau typischen Heliozoen. Sie nehmen nach meiner Meinung zu den höheren Heliozoen eine ähnliche Stellung ein, wie die Bistadiidae zu den höheren Amöbinen.

Ihnen schließen sich Formen an, welche als Fortpflanzungsstadien begeißelte Schwärmer bilden. Solche scheinen auch in zahlreichen Gruppen höherer Heliozoen vorzukommen. Ich betrachte sie als Anzeichen der Abstammung der Heliozoen von begeißelten Vorfahren. Als Ausgangspunkt für ihre Entwicklung denke ich an Protomonadinen und schließlich an Chrysomonadinen. Eine letzte Gruppe schließlich entbehrt der begeißelten Stadien, schließt sich aber sonst eng den niederen Heliozoen an und leitet zu den höheren über.

### 1. Familie: **Helioflagellidae** n. f.

Formen, welche sowohl im Flagellaten-, als auch im Helizoenzustand vorkommen. In letzterem können sie geißeltragend oder geißellos sein. Zu ihnen rechne ich folgende Gattungen:

Gattung: **Dimorpha** Gruber (Dimorpha mutans Gruber, Fig. 703).

Die Art kommt in heliozoenähnlichen Zuständen, welche aber die Geißeln behalten, und in ovalen, rhizopodenlosen, geißeltragenden Zuständen vor. Sie geht sehr leicht von einem Zustand in den anderen über. Die Pseudopodien des Heliozoenzustands haben Achsenfäden, solche setzen sich auch von den Geißeln zum Zentralkorn fort. Der Kern ist schüsselförmig (Fig. 703 c). Süßwasser.

Gattung: **Ciliophrys** Gruber.

Die Gattung Ciliophrys erinnert sehr an Vahlkampfia, indem sie im Heliozoenzustand vollkommen geißellos ist, während der Schwärmer keine Pseudopodien und allerdings nur eine einzige Geißel besitzt.

Ciliophrys infusionum Gruber in Süßwasserinfusionen, C. marina Caullery in Meerwasser (Fig. 704).

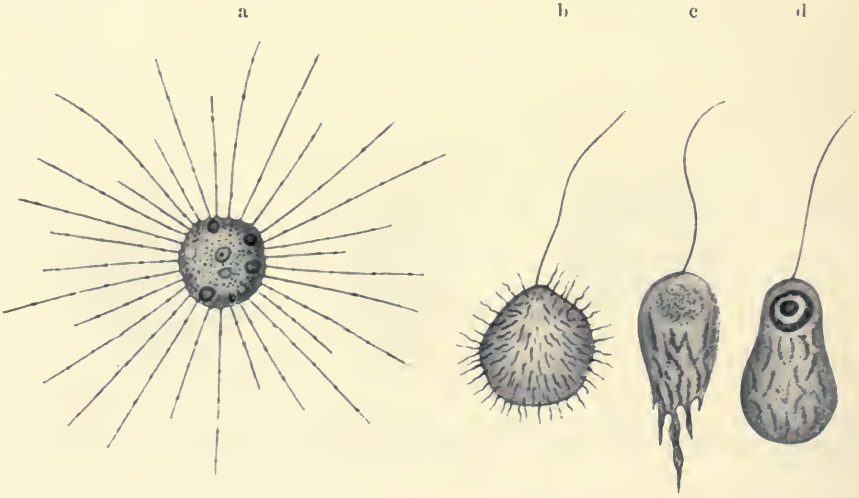



Fig. 704 a—d. Ciliophrys marina Caullery. a Heliozoenstadium. b Uebergang zum Flagellatenzustand. c Flagellatenzustand nach dem Leben. d Flagellatenzustand nach konserviertem Präparat. Vergr. 1200. (Nach Grießmann.)

Gattung: **Actinomonas** S. Kent.

Heliozoenähnliche Formen mit Axopodien und einer Geißel. Die Arten sitzen meist mit einem Protoplasmastiel fest, bilden seltener Schwärmer, welche neben der Geißel Pseudopodien aufweisen. Einkernig, mit mehreren kontraktilen Vakuolen. Tierisch sich ernährend. A. mirabilis S. Kent (Fig. 705).

Gattung: **Pteridomonas** Penard.

Ebenfalls meist gestielte, an einer Unterlage sitzende Formen. Eingeißelig. Es ist unklar, ob der Kranz von Fäden, der die kräftige Geißel umgibt, aus Pseudopodien oder aus Geißeln besteht. Einkernig. Hüpfende Bewegung. Süßwasser.

P. pulex Penard (Fig. 706).

## 2. Familie: **Zoosporidae** Zopf-Delage.

Die Formen dieser Familie sind ebenfalls heliozoenähnlich, haben Axopodien, entbehren aber im Heliozoenzustand stets der Geißeln. Sie

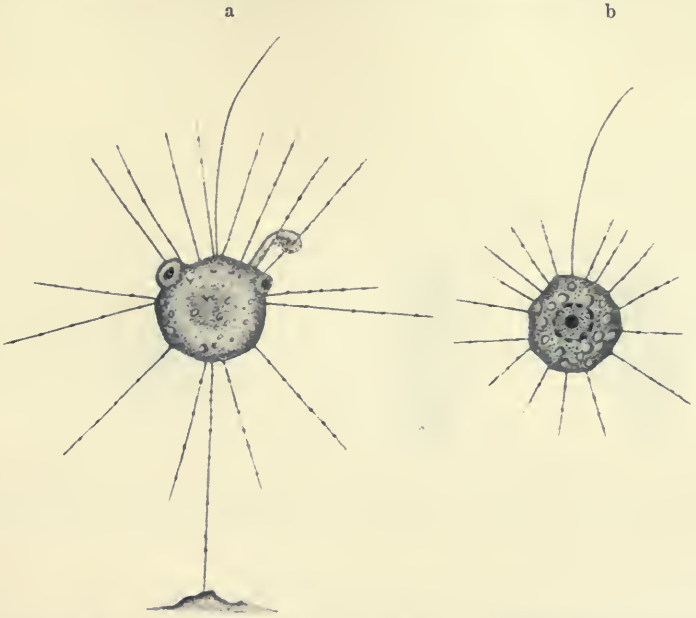



Fig. 705 a u. b. Actinomonas mirabilis S. Kent. a Festsitzendes, b freischwimmendes Exemplar. Vergr. 1700. (Nach Grießmann.)

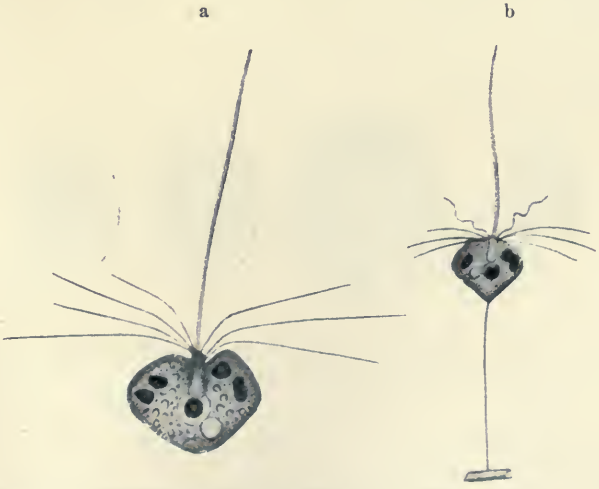



Fig. 706 a u. b. Pteridomonas pulex Penard. a Freischwimmend, b festsitzend. Vergr. 800. (Nach Penard.)

encystieren sich vor der Vermehrung. Aus den Cysten kriechen geißeltragende Schwärmer aus.

## Gattung: **Pseudospora** Cienkowsky.

Die Arten dieser Gattung leben parasitisch in Algen, Diatomeen, Flagellaten, so auch in Volvociden. Sie nähren sich durch Aufnahme von deren Plasma und Chlorophyll (in geformtem Zustand). Im Wirt sind die Pseudosporen amöboid; sie wachsen heran, bilden eine Cyste und vermehren sich innerhalb derselben; durch rasch aufeinander fol-

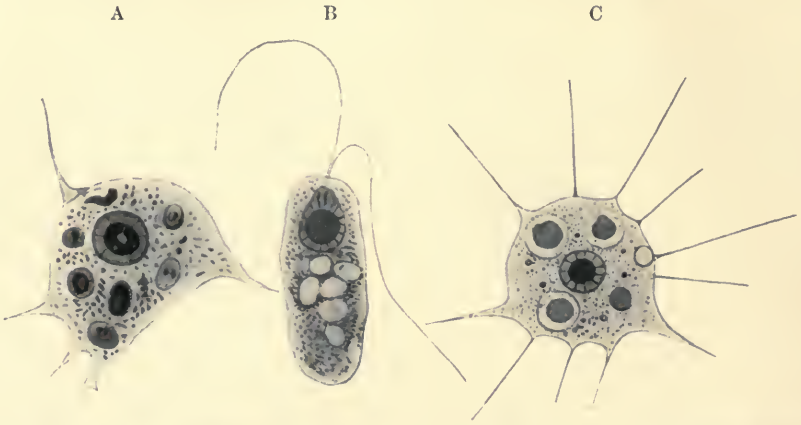



Fig. 707 A—C. Pseudospora volvocis. A im amöboiden, B im geißeltragenden, C im heliozoenähnlichen Zustand. (Nach Robertson.)

gende Teilungen entstehen zahlreiche junge Individuen, welche um einen Restkörper angesammelt sind. Beim Platzen der Cyste schlüpfen die jungen Individuen in Form von zweigeißeligen Schwärmern aus, welche eine neue Zelle aufsuchen, um sich in sie einzubohren und in amöboidem Zustand heranzuwachsen. Auch im freien Zustand

Fig. 708 a—f. Protomonas amyli Cienk. a Schwärmer, b Heliozoenstadium, c Abkugelung um Stärkekorn, d Zerfall in die Schwärmer, e deren Ausschwärmen, f Dauercyste. (Nach Zopf.)

kann der Geißelschwärmer in Amöben- (Fig. 707 A) oder Heliozoenform (Fig. 707 C) übergehen.

Was bisher über geschlechtliche Vermehrung der Gattung angegeben wurde, beruht wohl auf irrtümlichen Deutungen.

Arten: Pseudospora volvocis Cienk. (Fig. 707).

Pseudospora parasitica Cienkowski, kommt in Algen, vor allem Spirogyra und Verwandten vor, deren Zellwände die zweigeißeligen

Schwärmer durchbohren, um im Innern zu amöboiden Stadien heranzuwachsen, welche den Zellinhalt aufnehmen, der einen dunkeln Ballen im Innern des Plasmas bildet. Um diesen als Restkörper erfolgt die multiple Teilung in zahlreiche begeißelte Schwärmer (3—50) in einer dünnwandigen Cyste, welche von den fertigen Schwärmern ebenso wie die Zellwand der Alge durchbohrt wird. Auch dickwandige Dauercysten sind beschrieben.

Gattung: **Protomonas** Cienkowsky.

Diese noch nicht hinreichend bekannte Gattung scheint Pseudospora nahezustehen. Auch sie hat zweigeißelige Schwärmer (Fig. 708 a), welche sich in heliozoenähnliche Stadien umwandeln können (Fig. 708 b). Diese umfließen Stärkekörner, welche sie stark angreifen sollen. Meist um den Rest des Stärkekorns kugelt sich das Tier ab und teilt sich in eine Anzahl von Schwärmern (Fig. 708 c, d u. e). Die amöboiden Stadien sollen sich vor der Schwärmerbildung auch oft in größerer Anzahl zu Plasmodien vereinigen. Kugelige, dickwandige Dauercysten sind ebenfalls beobachtet worden (Fig. 708 f).

Gattung: **Protomyxa** Haeckel.

Die eigenartige Protomyxa aurantiaca Hckl., eine marine Form, mit geißeltragenden Schwärmern, über welche auch neuere Untersuchungen von Schepotieff nicht genügend Klarheit gebracht haben, gehört möglicherweise in diese Gruppe.

### 3. Familie: **Vampyrellidae** n. f.

An die letztgenannten Formen schließen sich die Vampyrelliden offenbar eng an. Es sind zum Teil kleine, zum Teil größere Protozoen von auffallendem Aussehen. Sie bilden Stadien, welche außerordentlich typischen Heliozoen ähnlich sehen, häufig aber auch Amöben gleichen. Im ersteren Zustand haben sie feine, oft verzweigte Axopodien, die keine Anastomosen bilden. Gelegentlich, bei einigen Arten regelmäßig, treten lappige Pseudopodien auf. Begeißelte Schwärmer kommen bei den Vampyrelliden nicht vor.

Sie sind meist ausgesprochene Pflanzenfresser, deren Ernährungsweise oft an Parasitismus grenzt, da sie offenbar mit Hilfe eines spezifischen Enzyms in Algenzellen eindringen und deren Inhalt aufzehren können. In ihrem Plasma entsteht dann häufig aus Bestandteilen des Chlorophylls eine ziegelrote Substanz, wahrscheinlich Carotin.

Es sind vielkernige Formen, die aber einkernige Stadien bilden. Sie bilden vorübergehende, dünnwandige Cysten, in denen ihr Körper in vielkernige Teilstücke zerfällt, welche je durch besondere Löcher in amöboidem Zustand die Cyste verlassen (Fig. 712). Bei einzelnen Formen sind diese amöboiden Teilungsprodukte einkernig.

Daneben treten eigenartige vielschichtige, dickwandige Dauercysten auf, welche einen von Carotin ziegelrot gefärbten Inhalt haben. Auch die Dauercysten sind vielkernig (Fig. 714).

Alle Cysten haben Cellulosewände, welche die Schwärmer aufzulösen vermögen, um sie durch einzelne Löcher zu verlassen.

Viele Stadien der Vampyrellen sind außerordentlich heliozoenähnlich.

Gattung: **Nuclearia** Cienkowsky.

Amöboide Formen mit Axopodien, welche nach Art der Rhizopodien sich verästeln können, aber keine Anastomosen bilden, bald allseitig, bald nur in einzelnen Regionen des Körpers entspringend. Oft an Unterlagen in feiner durchsichtiger Gallerthülle, die von Pseudopodien durchbohrt ist, angeklebt. Ein- oder mehrkernig. Dauercysten mit doppelter Hülle.

Nuclearia delicatula Cienk. (Fig. 709). Hülle meist mit Bakterien beklebt.

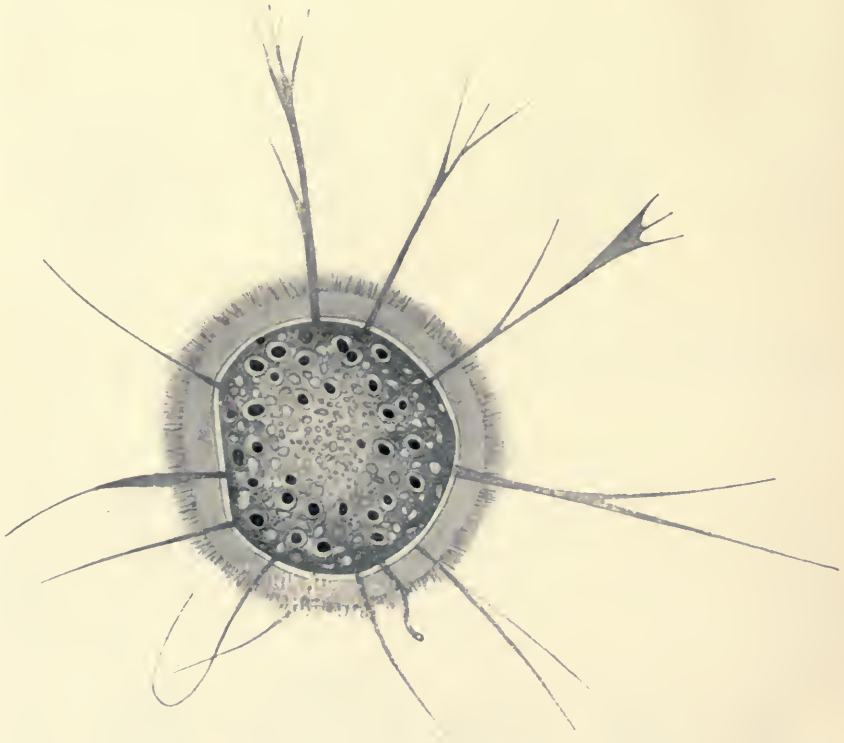


Fig. 709. Nuclearia delicatula Cienk. nach dem Leben.

Hierher gehört wohl auch die Gattung Arachnula Cienk. Sie umfaßt in der Art A. impatiens Ci. sehr formveränderliche zarte Organismen von 40—350 μ größtem Durchmesser. Die Pseudopodien sind sehr zart, verzweigt, selten anastomosierend (Fig. 710). Mehrere kontraktile Vakuolen vorhanden. Meist zahlreiche, etwas ungleich große Karyosomkerne im alveolären Entoplasma. Beim Kriechen umhüllt das Tier sich mit Schleim, der es auch an der Unterlage anklebt. Nahrung Diatomeen und andere Protisten. Vollgestopft mit Futter bildet das Tier „Verdauungscysten". Aus diesen kriecht es wieder aus, wobei es sich manchmal teilt. Außerdem werden Vermehrungscysten gebildet, in denen der Körper in eine größere Anzahl von amöboiden Schwärmern zerfällt. Nach Dobell sollen vorher die Kerne sich in

Chromidien auflösen, die Schwärmer Chromidialzellen sein, die später wieder Kerne bilden (Fig. 711). Kernteilung wurde nicht beobachtet. Dauercysten sind nicht bekannt.

Fig. 710.

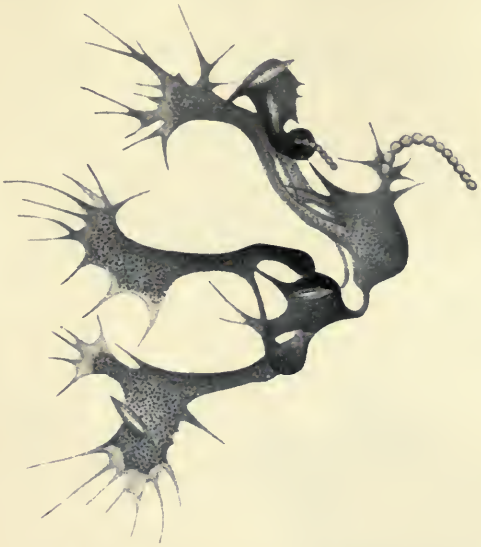


Fig. 711.

Fig. 710. Arachnula impatiens Cienk. Habitusbild. Vergr. 1000. (Nach Dobell.)

Fig. 711. Arachnula impatiens Cienk. Dauercyste mit „Chromidialmassen" (wohl nicht gut dargestellten Kernen). Vergr. 1000. (Nach Dobell.)

Wie Dobell mit Recht annimmt, ist Arachnula wohl eine Angehörige der Gattung Vampyrella. Ich habe selbst bei Vampyrellen entsprechende Stadien und ähnliche Vorgänge beobachtet, die ich allerdings zum Teil anders deute.

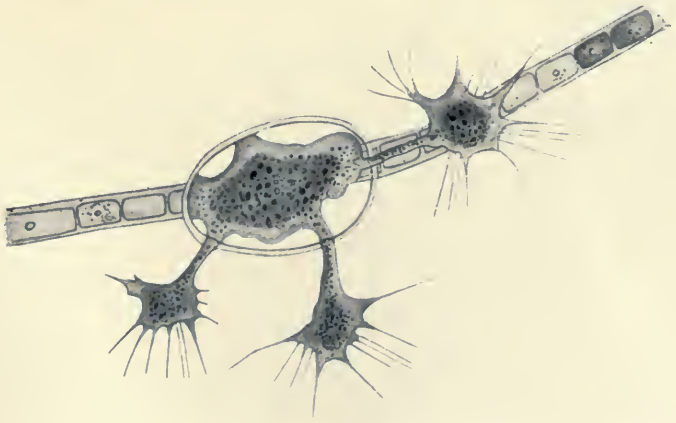


Fig. 712. Vampyrella spirogyrae Cienk. Teilungscyste, aus der Teilsprößlinge auswandern. Vergr. 800. (Nach Doflein.)

## Gattung: **Vampyrella** Cienkowsky.

Die Gattung ist durch verschiedene Arten vertreten, welche in Süßwasseralgen räubern. Das Amöbenstadium ist sehr regelmäßig geformt, der Körper ist deutlich in ein farbloses hyalines Ektoplasma

und ein vakuolisiertes, körnerreiches Entoplasma geschieden; das letztere ist oft durch Zerfallsprodukte von gefressenen chlorophyllhaltigen Organismen rot (Carotin) gefärbt; das erstere entsendet zahlreiche fadenförmige Pseudopodien nach allen Richtungen, welche selten sich ein wenig verzweigen und dem Tier ein heliozoenartiges Aussehen geben. Die Hauptmasse des Körpers bildet jedoch auch lappige Pseudopodien.

Es sind zahlreiche Karyosomkerne und kontraktile Vakuolen vorhanden. Der Durchmesser der Individuen beträgt zwischen 0,05 und 0,7 mm.

Es ist die Verschmelzung einiger (2—3) Individuen zu Plasmodien beobachtet worden (?). Geschlechtliche Vorgänge sind unbekannt.

Vermehrung kommt in freiem und encystiertem Zustand vor. Zweiteilung durch Plasmotomie vielkerniger Individuen in freiem Zustand ist beobachtet worden. Häufiger ist Teilung in 2, 4 und

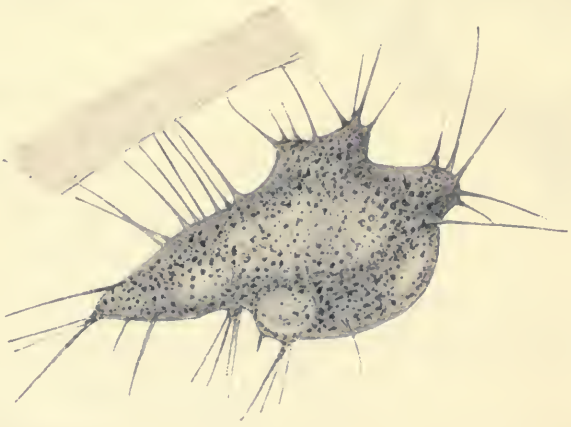


Fig. 713. Vampyrella sp. (Leptophrys). (Original nach dem lebenden Objekt.)

mehr Sprößlinge in einer Cyste. Es kommt sowohl zur Bildung vielkerniger als auch einkerniger Teilprodukte. Die Tochtertiere kriechen als Amöben aus, indem sie die Cystenmembran durchbrechen (Fig. 712). Auch kommt es nicht selten zur Bildung einer Dauercyste, welche oft von zahlreichen konzentrischen Membranen eingehüllt ist. Die Cystenhüllen beider Cystentypen bestehen aus Cellulose.

Die verschiedenen Arten kommen im Meer und im Süßwasser vor. Sie fressen entweder kleinere Tiere (Euglenencysten etc.) und Diatomeen, Algen etc. durch Umfließen, als richtige Raubtiere, oder sie befallen als Zellenräuber die Fadenalgen der betreffenden Gewässer. Dabei bohren sie ein rundes Loch durch die Algenzellmembran, strecken dadurch ihre Pseudopodien hinein und saugen den ganzen Inhalt aus, ohne in die Zelle einzudringen. Das Ausfressen einer Spirogyrazelle dauert nur 15—20 Minuten. Sie vermögen auch große Algenfäden zu umfließen. Nach sehr reichlicher Ernährung kommt es bisweilen zur Bildung von Verdauungscysten.

Die bekanntesten Arten sind:

Vampyrella spirogyrae Cienk., Vampyrella lateritia Leidy, welche in Algenzellen eindringen, V. vorax Klein, welche Algen und

Diatomeen umfließt, V. variabilis Kl., V. pedata Kl. mit gestielten Cysten. Die Grenzen der einzelnen Arten sind noch nicht genauer festgelegt, wie denn die ganze Gattung noch unvollkommen erforscht ist.

Zahlreiche beschriebene Formen sind wahrscheinlich auf Vampyrellaarten und Stadien von solchen zu beziehen, so Leptophrys H. u. L. (Fig. 713), Hyalodiscus H. u. L., Biomyxa Leidy, Pontomyxa Topsent, Protogenes Haeckel u. a. m.

Speziell einige der seinerzeit von Haeckel als Moneren betrachteten Formen, so Protogenes primordialis Haeckel, P. roseus Trinchese u. a. gehören wohl hierher.

---

Hier sei noch auf einige Formen hingewiesen, deren Verwandtschaft noch ungeklärt ist, die aber in einigen Eigenschaften Aehnlichkeiten mit Vampyrelliden zeigen.

### Gattung: **Chlamydomyxa** Archer.

In dieser Gegend muß nach den Untersuchungen von Penard auch diese eigenartige Gattung mit den beiden Species Ch. labyrinthuloides Archer und Ch. montana Ray Lankester untergebracht werden.

Ch. montana ist ein nacktes Rhizopod von 20—300 μ Durchmesser, mit farblosem, granuliertem Ektoplasma, Rhizopodien, welche allerdings sich selten verzweigen und selten anastomosieren, mit großen strömenden „Körnchen", welche früher mit den spindelförmigen Körpern der Labyrinthuliden verwechselt wurden. Das Entoplasma ist grün gefärbt durch die Anwesenheit 2—3 μ großer Körper, welche Penard für Chromatophoren hält.

Fig. 714. Vampyrella spirogyrae Cienk. Dauercyste mit vielen Kernen. Vergr. 800. (Nach Doflein.)

1—2 träge kontraktile Vakuolen sind vorhanden. Kerne zahlreich (100 und mehr), bläschenförmig, mit zentralem, stark färbbarem Binnenkörper. Möglicherweise kommt Vereinigung von mehreren Individuen zu einer Art von Plasmodium vor (?). Temporäre Cysten und Vermehrungscysten sind bekannt. In letzteren teilt sich der Inhalt in 20, 40 und mehr Sekundärcysten, welche zweikernig sind und aus denen geißeltragende Schwärmer hervorgehen. Weitere Entwicklung unbekannt.

Bemerkenswert ist, daß die Cystenhüllen aus Cellulose bestehen.

(Nähere Angaben und Literatur bei E. Penard, Étude sur la Chlamydomyxa montana, in: Arch. f. Protistenk. Vol. 4. 1904. p. 296.)

### **Labyrinthulidae** Haeckel.

Die Formen dieser Abteilung, welche ich hier im Anhang anführe, da wir gar zu wenig von ihrer Naturgeschichte wissen, verschmelzen mit den langen fadenförmigen Pseudopodien zu netzartigen Geflechten. Die Körper bestehen aus kleinen, einkernigen, spindelförmigen Gebilden, von denen die Pseudopodien ausgehen.

Gattung: **Labyrinthula** Cienkowsky.

Das Einzelindividuum ist klein und spindelförmig; sein Protoplasma ist in ein fein granuliertes Entoplasma mit einigen Vakuolen und ein feines hyalines Ektoplasma geschieden. Aus letzterem gehen die dünnen, fadenförmigen Pseudopodien hervor, welche in der Regel nur in der Einzahl an jedem Pol vorhanden sind. Es ist nur ein dicht gebauter Kern vorhanden. Die Amöbe mißt 8—15 μ Länge.

Das „Filoplasmodium" entsteht dadurch, daß die Pseudopodien der Einzeltiere miteinander verschmelzen. Aber außer den dadurch geschaffenen Hauptverbindungen entstehen auch häufig 1—2 Nebenverbindungen zwischen nahe aneinander liegenden Myxamöben. So wird das Pseudoplasmodium zu einem weitmaschigen Netz. Man findet die Tiere niemals einzeln, sondern immer in größeren Anhäufungen.

Fig. 715. Labyrinthula Cienkowskii Zopf. Stücke eines Schlauches der Süßwasseralge Vaucheria, mit Filoplasmodien, welche die Chlorophyllmassen zum Zusammenballen gebracht und zum Teil auch sonst verändert haben. Ein Teil der Myxamöben ist durch das Chlorophyll verdeckt.

Bei der Bewegung wird stets das hintere Pseudopodium um ebensoviel ausgestreckt, als das vordere eingezogen wird, was vollkommen den Eindruck des Gleitens an einem Faden hervorruft.

Geschlechtliche Vorgänge sind nicht bekannt.

Eine Vermehrung der Einzeltiere im Plasmodium findet regelmäßig statt; dabei teilt sich der Kern, der spindelförmige Körper teilt sich in zwei, bei dem Auseinanderweichen der Tochtertiere zieht sich das Verbindungsstück fadendünn aus und bildet die Pseudopodienverbindung zwischen denselben; später kann es auch ganz durchreißen und die beiden Tochtertiere isolieren.

Es kommt eine Dauercystenbildung vor, wobei die spindelförmigen Individuen sich eng aneinander lagern, ihre Pseudopodien einziehen und sich dann — jedes für sich — encystieren. Beim Verlassen der Cysten bilden sie sofort wieder ein gemeinsames Filoplasmodium.

Bei anderen Arten dienen diese Dauercysten auch der Vermehrung; die Einzelcystchen werden von einer gemeinsamen Hülle eingeschlossen; der Plasmainhalt einer jeden derselben bringt sodann durch Teilung viele junge Individuen hervor (Labyrinthula macrocystis Cienk.).

Die Labyrinthuleen bewohnen das Zellinnere von Diatomeen, Spirogyren usw.; sie dringen durch die Zellwand und verzehren den Zellinhalt, indem sie ihn in einzelnen Körnchen auf den fadenförmigen Pseudopodien in ihren Plasmaleib ziehen, ähnlich den Foraminiferen.

Indem sie die Zellen auf diese Weise allmählich leeren, töten sie dieselben.

Arten: Labyrinthula Cienkowskii Zopf, im Süßwasser, greift Vaucheria an.

L. macrocystis Cienk.
L. vitellina Cienk. } im Meer, wo sie Diatomeen ausfressen.

## B. Heliozoa s. str.

### 1. Unterordnung.

### Aphrothoraca R. Hertwig.

Formen ohne Hüllen und Skelette, welche nur während der Encystierung Hüllen bilden. In diese Unterordnung gehören die besterforschten Heliozoen, welche am meisten zur oben gegebenen Charakteristik der Ordnung beitrugen.

Von Gattungen sind zu erwähnen:

Monobia Aim. Schneider (M. confluens Aim. Sch.). Körperform in der Ruhe kugelig, in der Bewegung amöboid, mit allseitigen, spindelförmige Anschwellungen zeigenden Pseudopodien. Ein Kern und eine kontraktile Vakuole. M. confluens vermehrt sich durch Zweiteilung, wobei die Individuen mitunter durch lange Plasmabrücken kolonial verbunden bleiben.

Süßwasser und feuchte Erde.

Actinophrys Ehrenberg (A. sol Ehrbg., Fig. 194, S. 189). Körper kugelig mit nach allen Seiten abstehenden Pseudopodien; Achsenfaden bis zu dem zentral gelegenen Kern reichend. Die Nahrung besteht in Monaden, Bakterien etc. Zweiteilung und Kopulation (Isogamie und Autogamie) innerhalb einer Cyste ist bekannt (vgl. Fig. 194).

Süßwasser und Meer.

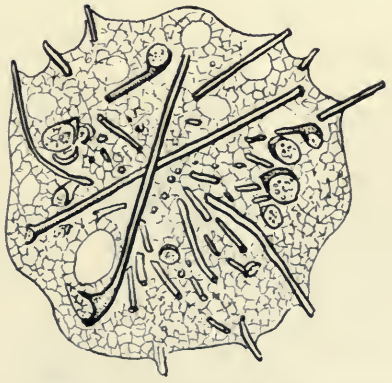


Fig. 716. Schnitt durch eine Camptonema nutans Schaud., zeigt die Kerne mit den Achsenfädenkappen. (Nach Schaudinn aus Gurwitsch.)

Actinosphaerium Stein (A. Eichhorni Ehrbg., Fig. 700). Kugelige, relativ große Form, 1 mm und etwas darüber Durchmesser erreichend. Ekto- und Entoplasma schärfer geschieden als bei Actinophrys. Achsenfäden der Pseudopodien nur wenig über die Grenze des Ektoplasmas vordringend. Im Entoplasma zahlreiche Kerne (bis 200 und mehr). Im Ektoplasma 2—14 kontraktile Vakuolen. Die Nahrung besteht in größeren Infusorien (besonders Stentorarten), in Arcellen etc., auch kleinen Metazoen. Es kommt auch eine Rasse mit kommensalen grünen Algen vor. Teilung durch Plasmotomie. Bei der Encystierung Abscheidung einer Gallerthülle und Teilung in Sekundärcysten. Autogamie resp. pädogamische Inzucht siehe oben S. 224. Die Art ist im Süßwasser weit verbreitet, sie verträgt ziemlich fauliges, an organischer Substanz reiches Wasser.

Camptonema Schaudinn (Camptonema nutans Schaud., Fig. 716 und 717). Vielkernige, kugelige oder schwach amöboide Form, deren Pseudopodien Achsenfäden besitzen, welche an ihrer Basis je einen der Kerne mit einer kappenartigen Verbreiterung umfassen. Die Pseudo-

podien machen nutierende Bewegungen und können bei der Berührung umknicken. 120—180 μ Durchmesser.

Marin. Norwegen.

Gymnosphaera Sasaki (G. albida Sas.). Kugelige Heliozoe, deren Entoplasma eine zentrale chromidienartige Differenzierung zeigt. Zahlreiche Kerne, jedoch ein Zentralkorn, in welchem sich die Achsenfäden der sehr zahlreichen, langen (bis 800 μ) Pseudopodien vereinigen. Durchmesser des Körpers bis 140 μ.

Marin; in Aquarienwasser aus der Adria.

## 2. Unterordnung.

## **Chlamydophora** Archer.

Die noch wenig erforschten Gattungen dieser Unterordnung, welche meist ziemlich klein sind (20—50 μ Durchmesser), besitzen

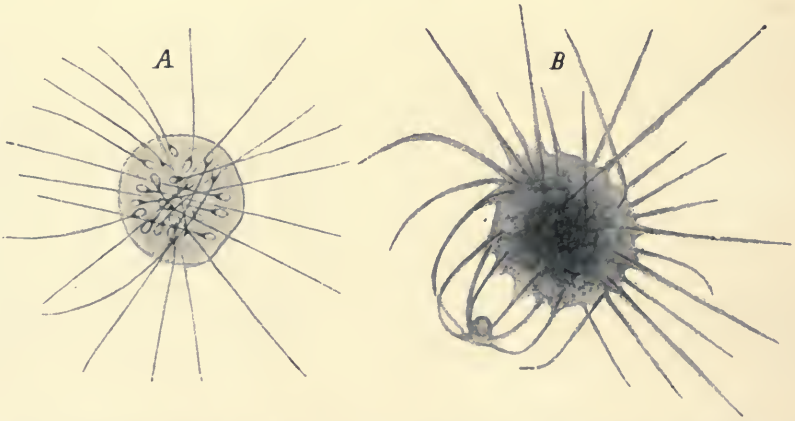



Fig. 717 A und B. Camptonema nutans Schaudinn. A Schematische Rekonstruktion, um die Verteilung der Kerne und ihre Beziehung zu den Pseudopodien zu zeigen. B Habitusbild nach dem Leben, mehrere Pseudopodien um eine gefangene Alge zusammengeneigt. (Aus Lang nach Schaudinn.)

eine kugelige, weiche, meist gallertige Hülle; sie scheiden keine kieseligen Skelettelemente aus, wohl aber agglutinieren sie manchmal Fremdkörper.

Sphaerastrum Greeff (Sph. Fockei [Arch.], Fig. 718). Abgeplattete Form mit dicker Gallerthülle, mit zackigen Fortsätzen an der Oberfläche. Einkernig mit Zentralkorn. Oft in Kolonien von bis zu 20 Individuen vereinigt. Durchmesser des Einzelindividuums ca. 30 μ.

Sumpfwasser.

Elaeorhanis Greeff (E. cincta Gr.). Kugelige, kleine Form mit wenig Pseudopodien, mit einer Hülle aus Diatomeenschalen und Sandkörnchen. Im Innern des farblosen Plasmas ein großer gelber oder brauner Oeltropfen.

Süßwasser. Deutschland.

Lithocolla F. E. Schulze und Lithosphaerella Frenzel sind Gattungen mit einem Kern und einer kontraktilen Vakuole, welche ihren kugeligen Körper in einer Hülle aus feinen Sandkörnchen verbergen, aus welcher sie ihre wenig zahlreichen Pseudopodien allseitig hervorstrecken.

Süßwasser und Meer.

### 3. Unterordnung.

### **Chalarothoraca** R. Hertwig und Lesser.

Diese interessante Gruppe umfaßt eine größere Anzahl von Arten, welche dadurch ausgezeichnet sind, daß ihr kugeliger Körper von einer

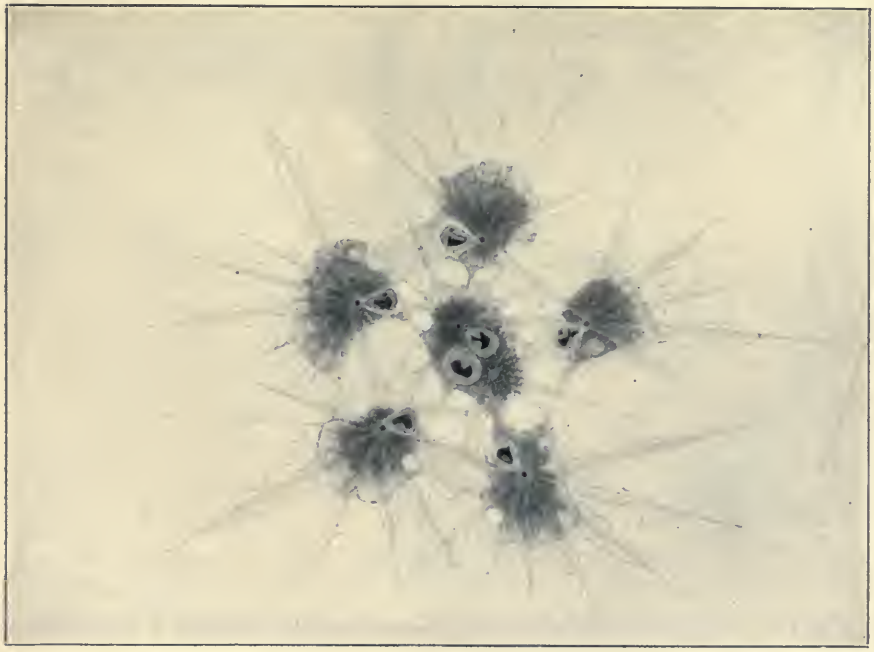


Fig. 718. Sphaerastrum Fockei (Arch.) Kolonie von 6 Individuen, die zwei mittleren verschmolzen. Kerne und Zentralkörner gut sichtbar. (Original nach einer Zeichnung und Präparaten von Herrn Dr. Stubenrauch.)

selbsterzeugten losen Hülle aus einzelnen kieseligen Elementen eingehüllt ist. Die Formen dieser Unterordnung haben besonders interessante Aufschlüsse geliefert über das Verhalten des Zentralkorns, über die Knospung und Schwärmerbildung. Vielleicht ist bei ihnen die Gametenbildung und Kopulation ganz verschieden von den entsprechenden Erscheinungen bei den Aphrothoraca.

Raphidiophrys Archer (Raphidiophrys pallida F. E. Schulze, R. elegans Hertw. u. Less.). Freilebende Gattung von kugeliger Körpergestalt, bei welcher Ekto- und Entoplasma nicht deutlich geschieden sind. Dagegen ist der Körper von einer relativ festen Hülle um-

geben, welche aus meist tangential gelagerten Nadeln besteht. Die Nadeln sind gerade, schwach oder stark gekrümmt, spitz oder stumpf; nach diesen Unterschieden werden die verschiedenen Arten charakterisiert. An der Basis der Pseudopodien erheben sich die Nadeln manchmal zu radial abstehenden Büscheln. Ein Zentralkorn ist wohl anzunehmen, aber nicht bei allen Arten nachgewiesen. Es ist ein exzentrisch gelegener Kern, kontraktile Vakuolen eventuell mehrere vorhanden (Fig. 719).

Süßwasserformen, in Europa, Amerika und Australien gefunden.

Acanthocystis Carter (A. turfacea Cart., A. aculeata Hertw. u. Less., Fig. 701, 702). Die Arten dieser Gattung unterscheiden sich von denen der vorigen durch die deutliche Trennung von Ekto- und Entoplasma, wobei das den Kern umschließende Entoplasma exzentrisch

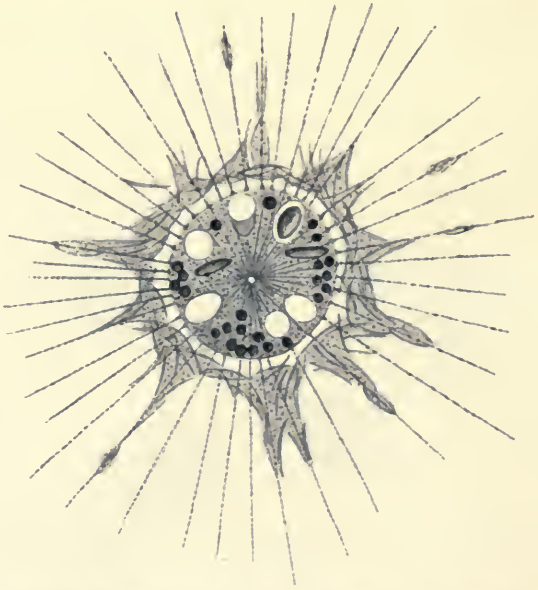


Fig. 719. Raphidiophrys pallida F. E. Sch. Habitusbild. (Nach F. E. Schulze.)

liegt; in dem letzteren chromidienartige Substanzen. Zentralkorn vorhanden. Bei manchen Arten ist eine Hülle aus tangentialen Nadeln oder Plättchen vorhanden, bei allen sind radiäre Stacheln vorhanden, welche trompetenförmig, gegabelt, stecknadelförmig etc. ausgebildet sein können. Manchmal gibt es zweierlei Arten von Stacheln, von denen die einen vielfach hohl sind. Fortpflanzung durch Teilung, Knospung und Schwärmerbildung beobachtet (Fig. 701, 702). Marin und Süßwasser, in Europa, Australien, Asien nachgewiesen.

Wagnerella Mereschkowsky (Wagnerella borealis Mereschk., Fig. 720). Festsitzende, gestielte Form, von hantelförmiger Gestalt des Plasmakörpers, welche dadurch entsteht, daß die Basis des Tieres, welche der Unterlage aufgewachsen ist, verdickt ist und auf ihr sich der schlanke Stiel erhebt, welcher den Kopf, einen kugeligen Plasma-

körper, von dem die Pseudopodien ausstrahlen, trägt. Letzterer Achsenfäden vereinigen sich in dem im Mittelpunkt des Kopfes gelegenen stark färbbaren Zentralkorn. In der verdickten Basis liegt der bläschenförmige Kern. Der ganze Plasmakörper, besonders Basis und Stiel, sind von einer eiweißartigen, festen Hülle umgeben, welche zahlreiche kleine, bogenförmige Kieselnadeln enthält; vom Kopf, der selbst aus der Hülle hervorragt, strahlen zahlreiche lange, gerade, solide Stacheln aus, welche durch eine Gallerte zusammengehalten werden.

Die Teilung, welche sehr an die von Acanthocystis erinnert, und bei welcher der Kern in den Kopf hinauf wandert, führt zur Bildung von 2 oder mehreren Tochtertieren. Außerdem kommt Knospung vor, bei welcher sich vom Kern Chromatinpartikel loslösen, welche zu den Kernen der Knospen werden (?); aus ihnen tritt dann das neue Zentralkorn für die Knospe aus.

Ferner kommt nach Marg. Zülzer Bildung von Sekundärkernen vor, indem der polyenergide Primärkern sich allmählich oder plötzlich in zahlreiche Monokaryen auflöst.

Zülzer unterscheidet zwei Generationen, eine schlanke und eine dicke, von denen sie vermutet, daß die eine geschlechtlich, die andere ungeschlechtlich ist. Aus den Sekundärkernen gehen bei der dicken Generation die zahlreichen Kerne der zweigeißeligen Gameten hervor.

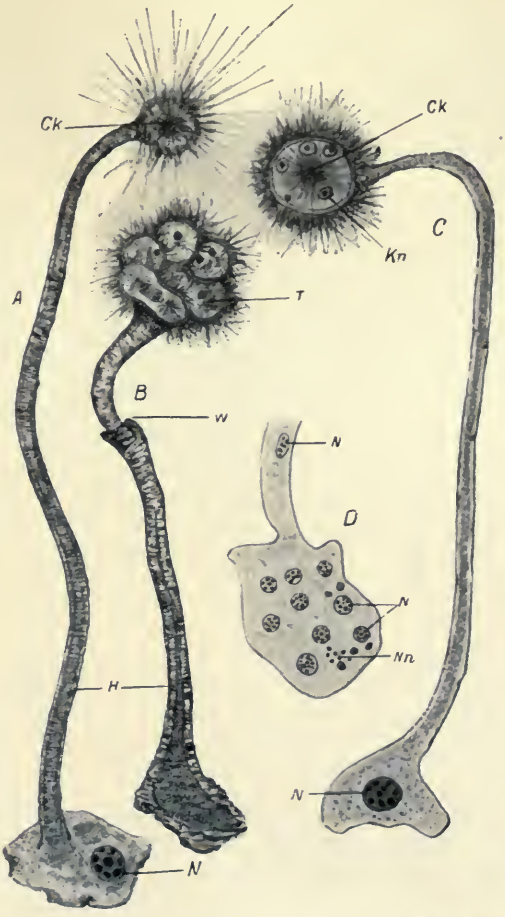



Fig. 720 A—D. Wagnerella borealis Mereschk. A Gewöhnliches Individuum mit Kieselhülle, Zentralkorn (*CK*) im Kopf und Kern (*N*) im Fußteil. B Individuum mit multipler Teilung, Kerne im Kopf. *W* ein Wachstumsring der Kieselhülle. C Knospendes Individuum. *N* Kern. *Kn* Knospenkerne. Stiel entkieselt. D Individuum bei der Bildung von Gametenkernen (*Nn*), welche in verschiedenen Stadien des Zerfalls in kleinere Kerne begriffen sind. (Original nach Zeichnungen und Präparaten von Frl. Dr. Zülzer.)

Marin. Weißes Meer und Mittelmeer.

### 4. Unterordnung.

### **Desmothoraca** R. Hertwig und Lesser.

Formen mit kugeligem, solidem Kieselskelett, welches, von zahlreichen Löchern durchbrochen, eine Gitterkugel bildet. Gestielt oder ungestielt.

Clathrulina Cienkowsky (C. elegans Cienk., Fig. 721). Gattung mit undeutlich in Ekto- und Entoplasma geschiedenem, vakuolärem Zellleib, welcher die Gitterkugel nicht ganz ausfüllt. Kern zentral

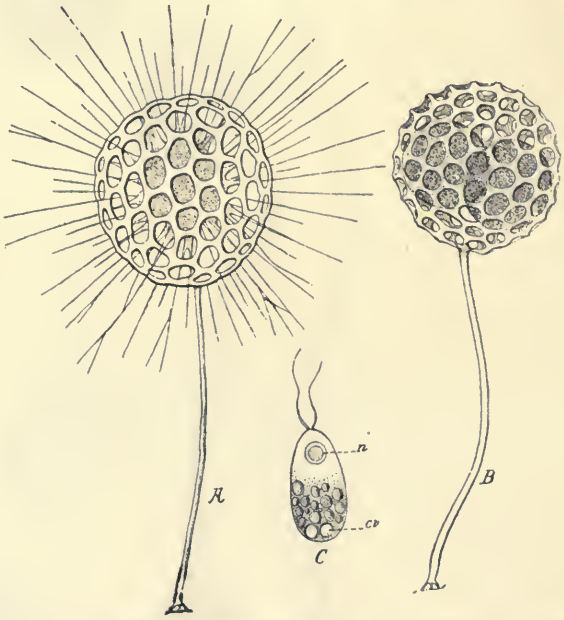



Fig. 721 A—C. Clathrulina elegans Cienk. A Individuum mit ausgestreckten Pseudopodien. B Individuum in zwei Tochtertiere geteilt, welche sich innerhalb der Gitterkugel encystiert haben. C Zweigeißeliger Schwärmer. *n* Kern. *cv* kontraktile Vakuole. (Nach R. Hertwig.)

gelegen, es sind oft mehrere kontraktile Vakuolen vorhanden. Pseudopodien manchmal verästelt. Die Gitterkugel, deren kreisrunde oder polygonale Fenster mehr oder weniger regelmäßig angeordnet sein können, und welche glatt oder mit Höckern versehen ist, sitzt auf einem röhrenförmigen Stiel, der an seiner Basis mit wurzelartigen Ausläufern festgewachsen ist. Fortpflanzung durch Teilung innerhalb der Schale und Ausschlüpfen des einen Tochtertieres als zweigeißeliger Schwärmer.

Süßwasserformen in Europa, Amerika, Australien nachgewiesen.

## IV. Ordnung:

## **Foraminifera** d'Orbigny.

Unter dem Namen der Foraminiferen oder Thalamophoren faßt man schalentragende Rhizopoden zusammen, deren natürliche

Verwandtschaft durchaus noch nicht vollkommen geklärt ist. Während die typischen Formen eine wohlgeschlossene Gruppe unter den Protozoen bilden, schließen sich ihnen mancherlei Formen an, welche zu den Amöbinen und anderen Gruppen überleiten und zum Teil vielleicht auch selbständige Gruppen darstellen.

Die Foraminiferen sind vielfach klein, 20—50 μ groß, doch sind viele Formen auch mit bloßem Auge sichtbar, und manche erreichen sogar Größen von 1 bis mehreren Millimetern, ja die fossilen Nummuliten waren sogar mehrere Centimeter groß; ähnliche Größe erreicht z. B. auch der rezente Psammonyx vulcanicus Döderlein (5—6 cm).

Pseudopodien und Schalen sind die auffälligsten äußeren Merkmale der Foraminiferen. Wenige Formen, unter ihnen besonders Bewohner des Süßwassers, sind durch lobose oder filose Pseudopodien ausgezeichnet. Die große Mehrzahl besitzt echte Rhizopodien, welche oft sehr weit aus der Schale hervorgestreckt werden, und welche mit ihren zahlreichen Verzweigungen und Anastomosen und der oft sehr deutlichen Körnchenströmung das prachtvollste Material zum Studium lebenden Protoplasmas darbieten.

Nach der Beschaffenheit der Pseudopodien hat man die Foraminiferen früher in die Gruppen der Lobosa, Filosa und Reticulosa geteilt. Neuere eigene Untersuchungen haben mir gezeigt, daß diese Trennung berechtigter ist, als ich früher annahm. Wie wir früher (S. 36) sahen, sind die Rhizopodien mit Achsenfäden versehen und unterscheiden sich dadurch sehr von den Lobopodien und Filopodien. Doch läßt sich die systematische Bedeutung dieser Tatsache gegenwärtig noch nicht übersehen.

Auch die Schalen resp. Gehäuse bieten nur bei den höher entwickelten Formen ein klares Klassifikationsprinzip. Bei den niederen Formen finden wir alle Uebergänge von membranartigen und gallertigen Hüllen bis zu Schalen und Gehäusen, welche reich an anorganischen Substanzen sind. Die Grundlage aller dieser Hüllbildungen ist vom Protoplasma sezernierte organische (gallertige oder pseudochitinige, keratinartige) Substanz. Nur bei wenig Formen sind die Hüllbildungen rein organisch; bei den meisten finden sich anorganische Zusätze, welche bald als Fremdkörper, bald als vom Organismus ausgeschiedene Kieselsäure oder Calciumkarbonat auftreten, mit denen dann die organische Grundsubstanz imprägniert ist. Die organische Grundsubstanz ist oft an der Innen- und Außenwand der Schale zu einem „Schalenhäutchen" verdichtet. Die kieseligen oder kalkigen Schalen können einheitlich oder aus einzelnen, mehr oder weniger regelmäßig gestalteten Einzelstücken zusammengesetzt sein. Die Fremdkörperschalen der sogenannten agglutinierenden Formen sind oft nachgiebig, indem die sie zusammensetzenden Quarzstückchen, Diatomeenschalen, Membranen, Schalen, Hüllen anderer Pflanzen und Tiere etc. der organischen Grundlage nur lose eingefügt sind. Die Bestandteile können aber auch durch einen, in der Hauptsache anorganischen (kieseligen oder kalkigen, oft Eisensalze enthaltenden) Kitt (Zementmasse) zusammengefügt sein. Und schließlich kann auch eine innere sezernierte Schicht der kalkigen Schale nach außen von einem Fremdkörpermantel überzogen sein. Die feinere Struktur der organischen und anorganischen Schalen läßt sich oft auf einen alveolären oder alveolär-globulitischen Bau zurückführen.

Bei den Kalkschalen unterscheiden wir solide Schalen von porzellanartig aussehender Schalenmasse von den perforaten Schalen, deren Wände durch eine mehr oder minder große Zahl feiner Poren oft siebartig durchsetzt sind (vgl. unten S. 748).

Die Form der Schalen ist sehr mannigfaltig; im allgemeinen sind die organischen und Fremdkörperschalen einfach in der Form, während die Kalkschalen die höchste Komplikation erreichen. Doch finden sich parallele Reihen steigender Komplikation bei den Fremdkörperschalen und den Kalkschalen.

Die organischen Schalen, die Kieselschalen und viele der Fremdkörperschalen sind von einfacher Form, glocken-, urnen-, becher-

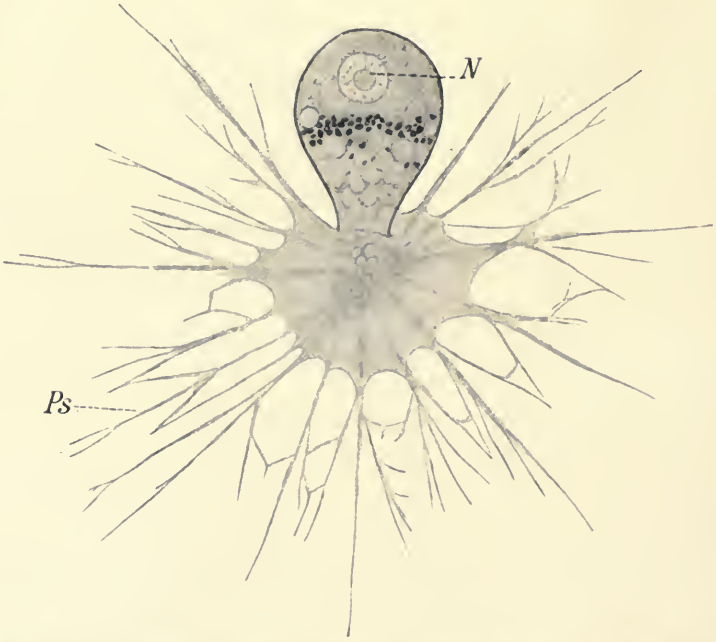



Fig. 722. Chlamydophrys stercorea (Cienk.). Einkammerige Süßwasserthalamophore mit pseudochitiniger Schale, deutlicher zonarer Gliederung im Plasma, anastomosierenden Pseudopodien (*Ps*). *N* Kern. (Original nach unpublizierter Zeichnung von Schaudinn.)

förmig, mit dichten Wandungen und in der Regel nur einer großen Oeffnung, durch welche die Pseudopodien hervortreten. Sie sind einkammerig.

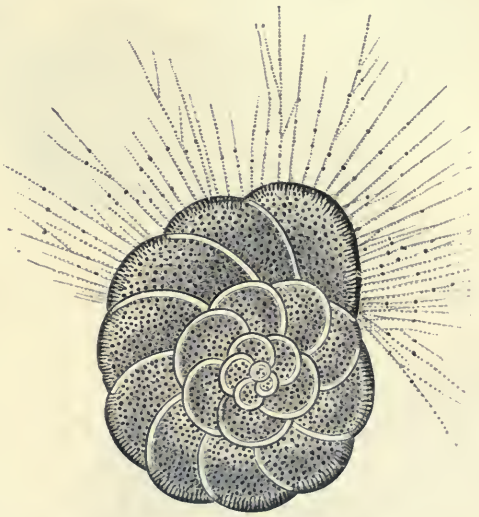
Bei den Fremdkörper- und Kalkschalen der marinen Foraminiferen kommt es zur Bildung mehrerer Kammern, indem infolge des Wachstums ein Teil des Protoplasmas periodisch aus der letzten Kammer herausquillt und sich mit einer neuen Hülle umgibt. Indem jede neu entstehende Kammer sich in bestimmter Gesetzmäßigkeit der vorhergehenden anfügt, entstehen die oft sehr regelmäßigen, vielfach eigenartigen Formen der vielkammerigen Schalen. Die äußere Oberfläche der Schalen kann durch Dornen, Stacheln, Leisten etc. kompliziert sein. Beispiele für die Formenmannigfaltigkeit sind unten angeführt.

Der Weichkörper besteht aus einem oft dünnflüssigen Protoplasma von weißer, grauer, gelber, orangeroter etc. Farbe. Ihm sind vielerlei Fremdkörper eingelagert. Das Protoplasma erfüllt mehr oder minder vollkommen den ganzen Innenraum der Schale; bei den vielkammerigen Schalen sind die Plasmamassen, welche die einzelnen Kammern enthalten, durch verbindende Plasmastränge zu einem einheitlichen Ganzen vereinigt. Diese Stränge durchsetzen die Kammerwände in den Poren (Foramina), welche durch dieselben hindurchführen. — Bei manchen Formen ist durch eine Art von Arbeitsteilung eine zonare Gliederung im Plasma bedingt, indem in einem Teil desselben hauptsächlich die Verdauung, in einem anderen die Ablagerung von Reservematerial, eventuell in einem weiteren die Ablagerung von Exkretions- und Fäkalmassen lokalisiert ist. Das ist besonders bei Thekamöbinen der Fall (vgl. Fig. 722).

Ein großer bläschenförmiger Kern findet sich bei den vielkammerigen Formen in der Regel in den inneren Kammern, doch kann er im ganzen Körper wandern. Nicht selten findet man an seiner Stelle eine größere Anzahl kleiner Kerne.

Chromidialsubstanzen in Form von Netzen, Schalen, Hauben, Gittern etc. sind besonders bei zahlreichen Süßwassermonothalamien nachgewiesen.

Kontraktile Vakuolen fehlen bei der Mehrzahl der marinen Formen, während sie bei den Süßwasserformen allgemein verbreitet sind.



*B*

Fig. 723. Rotalia Freyeri. Vielkammerige marine Foraminifere mit kalkiger, perforater Schale. (Nach Max Schulze aus Lang.)

Bei den einkammerigen Süßwasserthalamophoren erfolgt die agame Fortpflanzung entweder durch Längsteilung unter Zerschnürung der Schale (vgl. Fig. 146, S. 152) oder durch den eigenartigen Teilungsvorgang, welcher im allgemeinen Teil, S. 152, beschrieben und in Fig. 143 und 144 abgebildet wurde. Im Prinzip besteht der Vorgang darin, daß das Protoplasma aus der Schalenmündung strömt und einen Tochterkörper knospenartig vor derselben anlegt. Darauf umhüllt sich derselbe mit einer derjenigen des Muttertieres entsprechenden Schale, der Kern teilt sich mitotisch, während die Chromidialsubstanz in feine Stränge aufgelöst wird (Fig. 724). Das alte Tier behält bei der Trennung die alte Schale, das junge Tier erhält die neue.

Bei den Polythalamien des Meeres ist die agame Fortpflanzung in allen bisher genauer untersuchten Fällen eine multiple Teilung, welche durch die Festigkeit und den Bau der Schale in bestimmter Weise modifiziert ist. Der anfangs einkernige Inhalt des Foraminifers (z. B.

von Polystomella crispa) ist oft schon während des vegetativen Lebens vielkernig geworden (vgl. Fig. 726 D). Die Kernvermehrung soll nicht durch reguläre Teilung, sondern durch multiplen Kernzerfall stattfinden (vgl. Fig. 183, S. 177). Entsprechend der Zahl der Kerne zerfällt das Plasma entweder noch innerhalb der Schale, oder nachdem es als Ganzes ausgekrochen ist, in einkernige Teilstücke, welche in der Literatur manchmal als „Embryonen“ bezeichnet werden. Sie umgeben sich oft schon innerhalb des Mutterkörpers mit einer Schale, welche aus einer oder wenigen Kammern besteht. So schwärmen sie oft in großer Anzahl (Fig. 726 C und 727) aus dem Muttertier

Fig. 724.

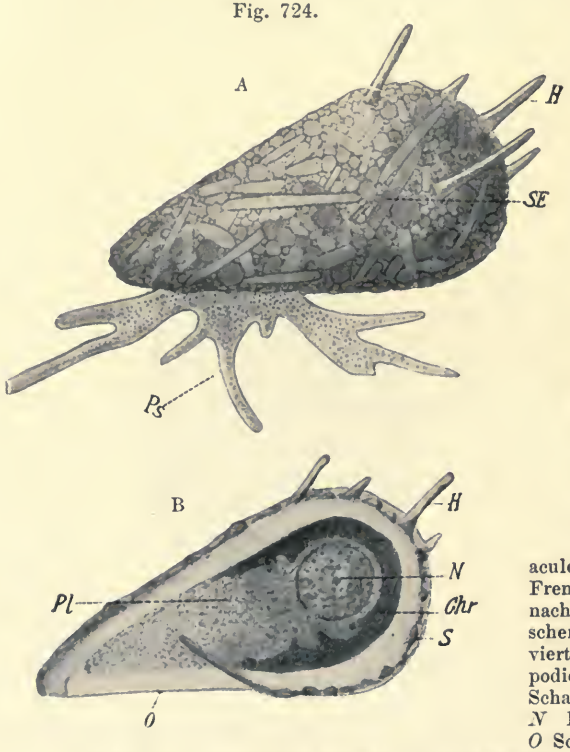



Fig. 725.

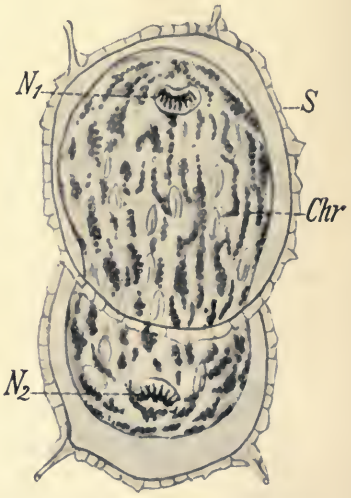



Fig. 724 A u. B. Centropyxis aculeata. Süßwasserrhizopod mit Fremdkörperschale. A Von außen nach dem lebenden Objekt. B Optischer Querschnitt nach dem konservierten und gefärbten Objekt. *Ps* Pseudopodien. *H* Stacheln der Schale. *SE* Schalenelemente. *S* Schale. *Pl* Plasma. *N* Kern. *Chr* Chromidialsubstanz. *O* Schalenöffnung. (Original.)

Fig. 725. Centropyxis aculeata. Teilungsstadium. *S* Schale. $N_1$ und $N_2$ die beiden Tochterkerne. *Chr* in Strängen aufgelöste Chromidialsubstanz. (Original nach unpublizierter Zeichnung von Schaudinn.)

hervor, wobei nötigenfalls teilweise Auflösung des Skelettes des letzteren erfolgt; die Schale des Muttertieres bleibt leer zurück. Die jungen Foraminiferen dieser Generation unterscheiden sich in einigen wichtigen Punkten ihrer Organisation von dem Muttertier, welchem sie entstammen. Schon lange wußte man, daß bei zahlreichen polythalamen Foraminiferen bei der gleichen Art zweierlei Individuen vorkommen: solche mit kleiner und solche mit großer Zentralkammer (vgl. Fig. 726 u. 728); man nannte sie die mikrosphärischen und die makrosphärischen Formen. Durch Lister und Schaudinn ist festgestellt worden, daß es sich um die Repräsentanten zweier Generationen handelt, welche sich entsprechen wie die Polypen und die Medusen bei vielen Cölenteraten mit Generationswechsel.

Die mikrosphärischen Formen sind es, welche sich in der beschriebenen Weise ungeschlechtlich fortpflanzen. Die „Embryonen“ wachsen zu makrosphärischen Individuen heran. Man sieht sie von dem Muttertier (Fig. 727 *M*) sich allmählich entfernen, sie werden

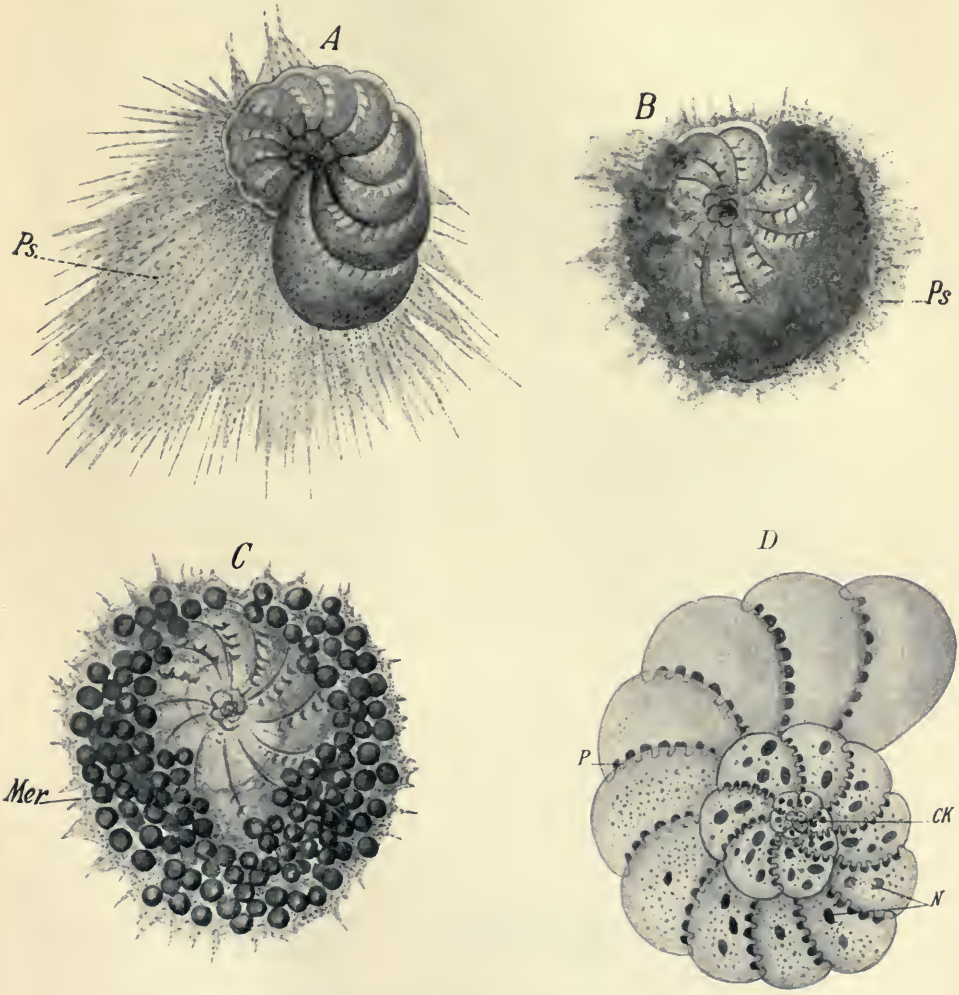



Fig. 726 A—D. Polystomella crispa, mikrosphärische Form. A Individuum an der Glaswand eines Gefäßes angeheftet, Gallerte abscheidend und seine Pseudopodien (*Ps*) zurückziehend B. In Fig. C: die „Embryonen“ (*Mer*) hervorkriechend. (A—C nach Mikrophotographien.) D Entkalkter und gefärbter Weichkörper, zeigt die Plasmabrücken (*P*) zwischen den Plasmen der einzelnen Kammern, die kleine Zentralkammer (*CK*), die zahlreichen Kerne (*N*). (Sämtliche Figuren nach Lister.)

heranwachsend allmählich vielkammerig (Fig. 728), wobei von vornherein ihre Zentralkammer größer ist als bei dem Muttertier. Auch in den Kernverhältnissen zeigen sich bemerkenswerte Unterschiede. Der Kern (Fig. 728 B und C, *N*) bleibt sehr lange in der Einzahl erhalten.

Schaudinn hatte angegeben, daß in der mikrosphärischen Generation eine reichliche Bildung von Chromidialsträngen nachweisbar sei. Die „Embryonen“

Fig. 727. Polystomella crispa. Schließt sich an Fig. 726 an. In der Mitte das mikrosphärische Mutterindividuum (*M*), von dem die jungen makrosphärischen Individuen (*Mer*) wegkriechen. (Nach Lister.)

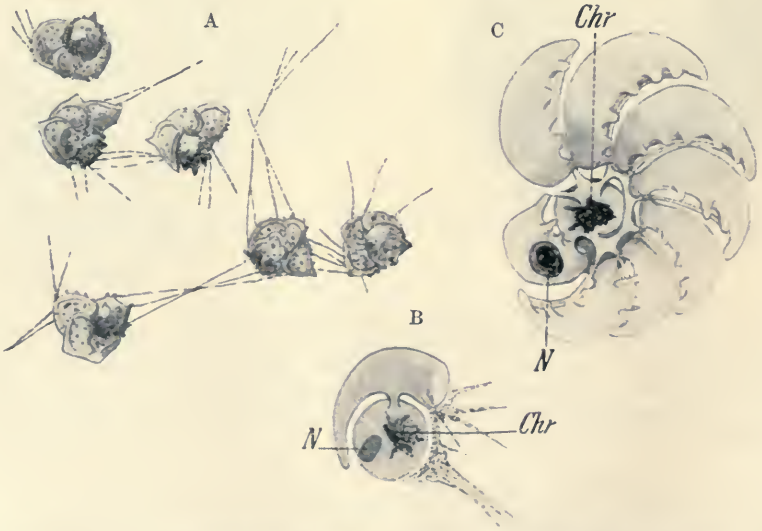



Fig. 728 A—C. Polystomella crispa. Junge makrosphärische Individuen. A Die Bildung der ersten Kammern mit der Kalkschale. B Entkalktes zweikammeriges Individuum. C Desgleichen neunkammeriges Individuum. *N* Kern. *Chr* Chromidialmasse. (Nach Lister.)

sollten nach seiner Angabe kernlos sein und aus einem Teil ihres reichlich entwickelten Chromidialnetzes sich der „Prinzipalkern“ der jungen makrosphärischen Individuen verdichten. Lister hat diese Annahme nicht bestätigen können. Er findet vielmehr immer einen gut umschriebenen Kern. Winter wiederum bestätigt Schaudinns Angaben.

Jedenfalls ist in den makrosphärischen Individuen neben dem Kern eine Chromidialmasse vorhanden (Fig. 728 B u. C *Chr*). Die Vermehrung der herangewachsenen makrosphärischen Individuen erfolgt nun in folgender Weise. Uebereinstimmend wird angegeben, daß in ihnen der „Prinzipalkern“ zugrunde geht, während an seiner Stelle eine große Anzahl kleiner Kerne auftreten. Schaudinn nimmt an, daß sie aus der Chromidialsubstanz durch freie Kernbildung entstanden seien, Lister leitet sie von Kernfragmenten ab, welche sich während des Wachstums der makrosphärischen Individuen ablösen.

Die kleinen „Sekundärkerne“ umgeben sich mit je einer kleinen Zone dichten Plasmas und machen je zwei mitotische Kernteilungen

Fig. 729.

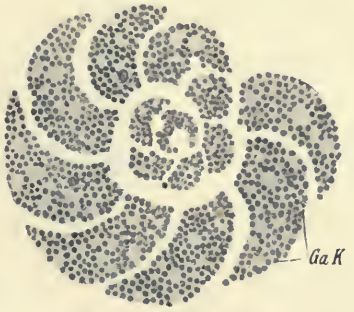



Fig. 730.

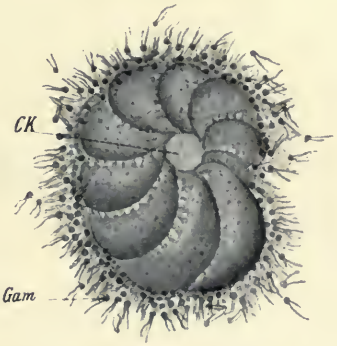



Fig. 729. Polystomella crispa. Entkalktes makrosphärisches Individuum mit zahlreichen Gametenkernen (*GaK*). (Nach Lister.)

Fig. 730. Polystomella crispa. Makrosphärisches Individuum, aus welchem die Gameten (*Gam*) ausschwärmen. *CK* Zentralkammer. (Nach Schaudinn.)

durch, so daß 4 Kerne mit zugehörigem Plasma entstehen (Fig. 729). So entstehen zahllose kleine zweigeißelige Schwärmer; sie schwärmen nun aus (Fig. 730), und wenn zwei aus zwei verschiedenen Mutterindividuen stammende Schwärmer zusammentreffen, entpuppen sie sich als Gameten. Es sind Isogameten, welche kopulieren, ihre Geißeln abwerfen, worauf die Zygoten Pseudopodien bilden, vielkammerig werden und sich zu jungen mikrosphärischen Individuen entwickeln (Fig. 731 A—F).

Damit ist der Zeugungskreis geschlossen, welcher uns einen sehr charakteristischen Generationswechsel kennen lehrt, welcher mehr an den Generationswechsel der Metazoen erinnert, als derjenige irgendwelcher anderer Protozoen, denn es handelt sich jeweils um zwei Individuen, welche verschieden sind in Bau und Schicksalen, obwohl eines von dem anderen abstammt.

In Fig. 732 ist nach Winter ein Schema des Zeugungskreises von Peneroplis pertusus gegeben, welcher sehr ähnlich abläuft wie der geschilderte von Polystomella; der Zeugungskreis von Trichosphaerium Sieboldi (Fig. 736, S. 739) ist dadurch ausgezeichnet, daß

die Individuen beider Generationen sich noch ungeschlechtlich zu vermehren vermögen.

Weniger klar und einfach scheinen die Verhältnisse bei anderen Formen zu liegen; so wird von Lister Erzeugung von makrosphärischen Nachkommen durch makrosphärische Individuen angegeben für Orbitolites und Cornuspira. Doch wird angenommen, daß dies auf einer Wiederholung der makrosphärischen Generation beruhe und daß Generationswechsel und Dimorphismus bei den marinen polythalamen Foraminiferen allgemein verbreitet sei. Einige eigene Untersuchungen haben mich in letzter Zeit mißtrauischer gegen die vorliegenden Angaben gemacht. Vor allem die Entstehung und der Nachweis der Zugehörigkeit der Gameten sowie die cytologischen Verhältnisse erfordern noch genaue Untersuchung. Vorläufig wird man die Darstellung des Entwicklungszyklus der Foraminiferen mit Vorbehalt beurteilen müssen.

Die Ernährung der Foraminiferen ist holozoisch. Die Pseudopodien fangen Diatomeen, Algen, allerlei Protozoen und kleine Meta-

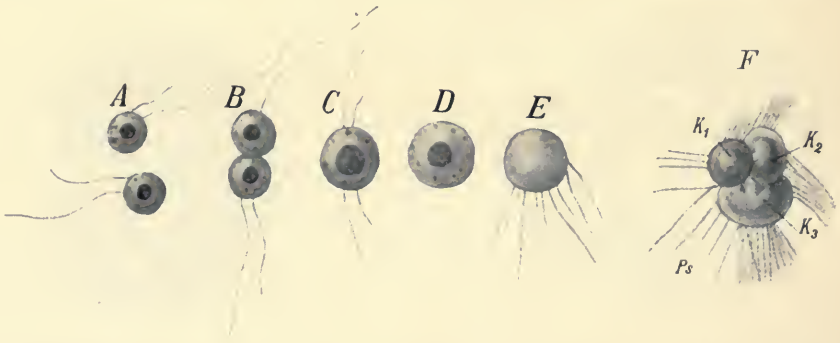



Fig. 731. Polystomella crispa. Kopulation und metagame Entwicklung. (Kombiniert nach Schaudinn.)

zoen (Copepoden, Larven etc.) ein und umfließen sie. Dabei wurde in manchen Fällen Lähmung des Beutetieres durch ein ausgeschiedenes Sekret (S. 88) beobachtet. Die Verdauung geht nicht selten in den Strängen der Pseudopodien vor sich, ehe diese in die Schale zurückgezogen werden. Nur eine Form, Paulinella chromatophora, wurde als eigene Chromatophoren besitzende Thalamophore beschrieben. Dagegen ist bei den marinen Polythalamien das Vorkommen von symbiotischen grünen und gelben Algen und Cryptomonaden sehr verbreitet (vgl. S. 84).

Die Foraminiferen kommen im Meer und im Süßwasser vor. Während die Monothalamien fast nur Süßwasserbewohner sind, erscheinen die Polythalamien ausschließlich auf das Meer beschränkt. Die Mehrzahl der Formen bevorzugt frisches sauerstoffreiches Wasser, doch kommen Süßwasserformen, wie Arcella, Cochliopodium etc., in stark fauligem Wasser zur Entwicklung.

Die Mehrzahl der Formen lebt am Boden des Wassers, langsam hin und her kriechend und manchmal sogar festgewachsen; manche Formen kommen in Tiefen von mehreren tausend Metern vor. Die Globigeriniden sind planktonisch und zeigen im Bau ihres Skelettes

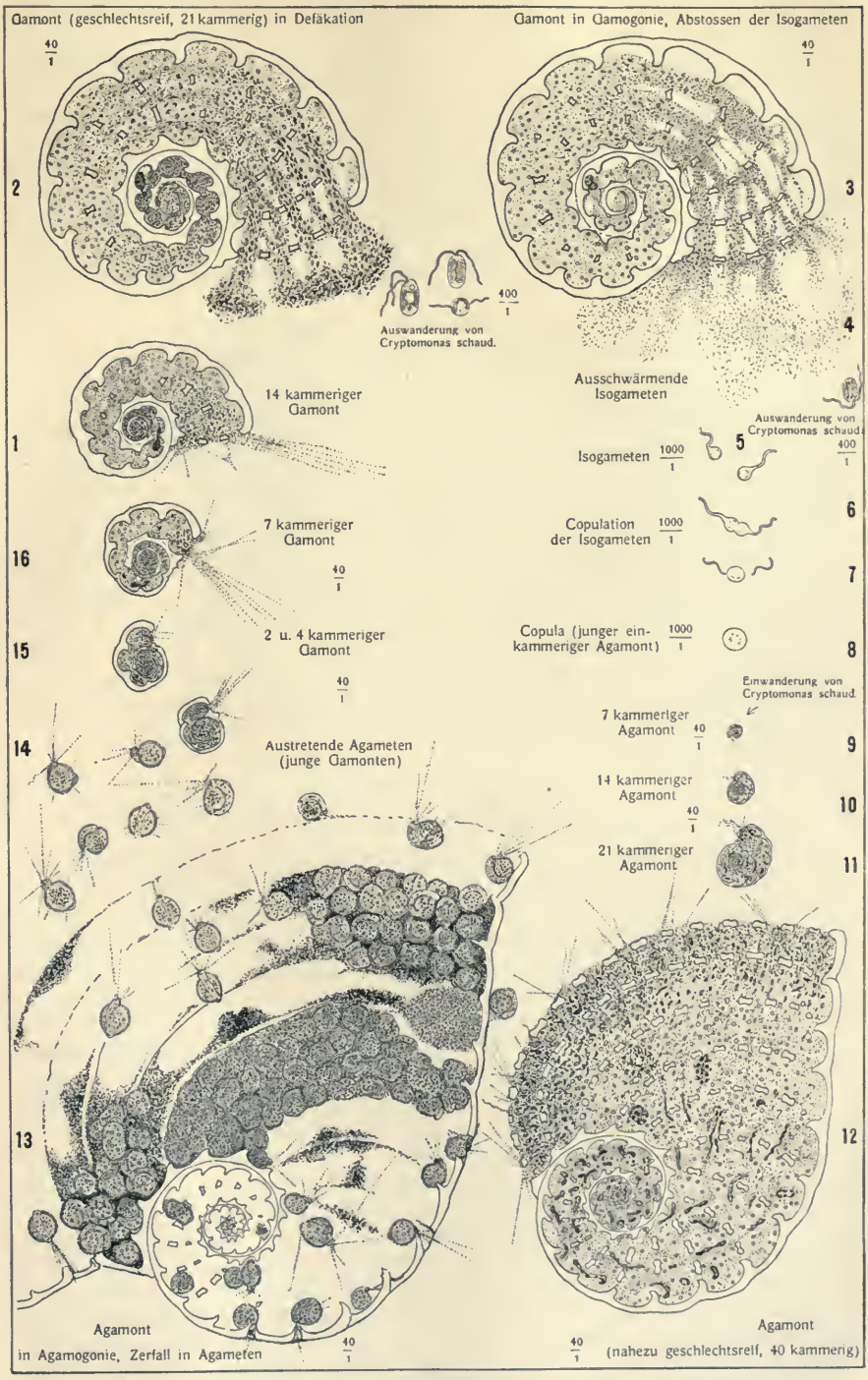



Fig. 732. Zeugungskreis von Peneroplis pertusus. (Nach F. Winter.)
(Terminologie nach Hartmann, vgl. S. 244.)

entsprechende Anpassungen: Schwebstacheln u. dgl. (vgl. Fig. 291, S. 310).

Die sehr zahlreichen beschriebenen Arten von Foraminiferen werden hauptsächlich auf Grund von Merkmalen der Schalen unterschieden. Wie jedoch Dreyer u. a. nachgewiesen haben, sind diese Merkmale unter dem Einfluß innerer und äußerer Verhältnisse in hohem Grade variabel. Daher ist bei dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens keine sichere Abgrenzung der Arten und Gattungen vorzunehmen. So ist denn die Systematik der ganzen Gruppe wenig geklärt.

Im allgemeinen unterscheidet man zwei Hauptgruppen der Foraminiferen:

1. Unterordnung Monothalamia Max Schultze,
2. Unterordnung Polythalamia Max Schultze.

Diese Einteilung ist im wesentlichen auf die Beschaffenheit der Schalen begründet, welche bei den Monothalamien einkammerig, bei den Polythalamien vielkammerig sind. Dazu kommen Eigentümlichkeiten der Pseudopodien, des Zellleibes und nach neueren Untersuchungen auch der Fortpflanzung, welche bei dem Gros der beiden Gruppen eine verschiedene Ausbildung erkennen lassen.

Ich bin überzeugt, daß diese Einteilung unnatürlich ist und daß eine Anzahl der monothalamen Formen mit filosen und lobosen Pseudopodien eine besondere Gruppe für sich bilden. Diese Gruppe habe ich in den früheren Kapiteln wiederholt mit dem Namen der Thekamöbinen benannt, um ihre Verwandtschaft mit den Amöbinen zum Ausdruck zu bringen. Ich war aber bis zur Fertigstellung dieses Buchs noch nicht zur Feststellung ihrer Abgrenzung und Systematik gelangt und behalte daher vorläufig die alte Einteilung bei.

### 1. Unterordnung.

### **Monothalamia** M. Schultze.

Die Monothalamien oder einkammerigen Foraminiferen besitzen ein Gehäuse von verschiedenartiger, aber ziemlich einfacher Form, welche sich meist der Gestalt einer Urne, Schüssel, Haube, eines Tellers, Hutes nähert und manchmal durch Stacheln und Fortsätze eine geringe Komplikation erfährt. Kalkschalen kommen niemals vor; dagegen herrschen pseudochitinige Schalen oder solche mit Fremdkörpereinlagerung vor. Seltener sind Schalen mit kieseligen Plättchen etc. Die Schalen können weich oder starr sein. Die pseudochitinigen Schalen sind vielfach vollkommen durchsichtig (vgl. Fig. 722), die Fremdkörperschalen dagegen oft vollkommen undurchsichtig. Die kieseligen Schalen bestehen in manchen Fällen aus regelmäßigen Plättchen, welche in eigenartiger Weise übereinander gelagert sind (vgl. Euglypha Fig. 734).

Die Pseudopodien sind bei den verschiedenen Formen dieser Unterordnung als Lobopodien, Filopodien oder Rhizopodien ausgebildet. Der Weichkörper ist sehr häufig in Zonen gegliedert, indem in der Regel der Kern mit der ihn umgebenden Chromidialsubstanz den Hintergrund der Schale einnimmt; in der gleichen Zone können auch Reservesubstanzen abgelagert sein. In der davor gelegenen Zone vollzieht sich das Geschäft der Verdauung; da finden wir die Nahrungsvakuolen, kontraktile Vakuole und Fäkalmassen. Der vor-

derste Teil des Plasmas, das Bewegungsplasma, ist von solchen Einschlüssen meist frei und liefert die Substanz für die Pseudopodien (vgl. Fig. 722).

Der Kern ist bläschenförmig, mit oder ohne zentralen Binnenkörper und meist auffallend groß, doch oft sehr chromatinarm. Kontraktile Vakuolen sind bei den Süßwasserformen allgemein verbreitet.

Die Teilung ist entweder eine Längsteilung mit Durchschnürung der in solchen Fällen weichen Schale (vgl. Fig. 146, S. 152), oder die eigentümliche „Knospungsteilung“ unter Bildung einer neuen Tochterschale (vgl. Fig. 143, 144 und Fig. 725), wie sie oben geschildert wurden.

Fig. 733.

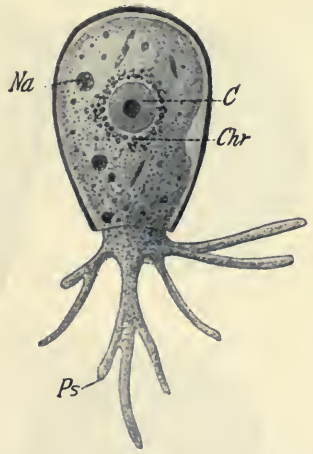



Fig. 733. Cryptodiflugia oviformis Pen. Rhizopod mit bläschenförmigem Kern. *C* Binnenkörper. *Chr* Chromidialmasse. *Na* Nahrung. *Ps* Pseudopodien. (Original nach dem lebenden Objekt.)

Fig. 734.

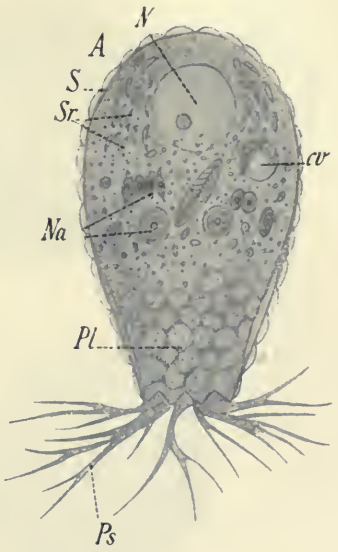



Fig. 734. Euglypha alveolata. *N* Kern. *S* Schale. *Sr* Reserveplättchen der Schale. *cv* kontraktile Vakuole. *Na* Nahrungskörper. *Pl* retikulärer Teil des Plasmas. *Ps* Pseudopodien. (Nach Schewiakoff.)

Außerdem wird agame multiple Vermehrung angegeben, wobei nackte Amöben aus der Schale auskriechen und sich nachträglich mit einer neuen Schale umgeben sollen. Ferner ist für Centropyxis und Arcella Kopulation beschrieben worden; die Gameten sollen sich bilden, indem aus dem Chromidium ihre Kerne als Sekundärkerne entstehen, während der „Primärkern“ zugrunde geht. Die amöboiden auskriechenden Schwärmer, welche sich mit einer Schale umgeben und als Mikro- und Makrogameten unterschieden werden, kopulieren, indem sie zu einer Cyste verschmelzen. Diese ganzen Vorgänge sind noch nicht recht klar erforscht, und ich stehe den Angaben mit Zweifeln gegenüber.

Die Monothalamien sind fast ausschließlich Süßwasserbewohner; sie leben auf Wasserpflanzen und am Boden der Gewässer im Schlamm etc. Die Mehrzahl der Formen scheint eine sehr weite Verbreitung zu haben, eventuell kosmopolitisch zu sein.

Von manchen Autoren werden Familien unterschieden, z. B. die Familien der Arcelliden, Euglyphiden, Gromiiden und Amphistomiden.

Wir teilen die Monothalamien nach der Form ihrer Pseudopodien vorläufig in zwei Gruppen, welche aber zunächst nicht als natürliche Gruppen des Systems zu bezeichnen sind:

### 1. Formen mit lobosen und filosen Pseudopodien.

(Lobosa und Filosa, Thekamoebina.)

Arcella Ehrenberg. (Arcella vulgaris Ehrenberg, Fig. 23, S. 26, und Fig. 32, S. 33.) Stets zwei- oder vielkernige Arten mit uhr-

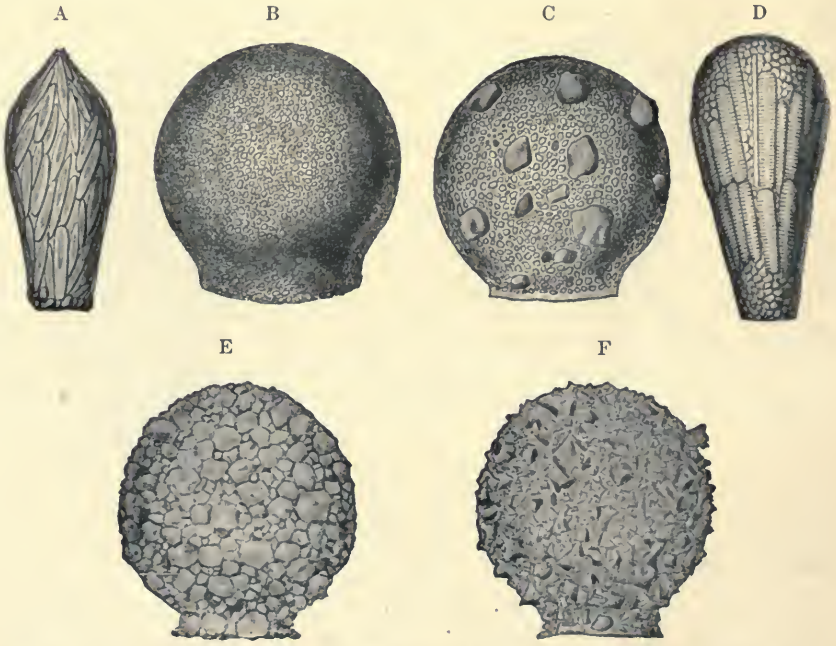



Fig. 735 A—F. Verschiedene Difflugiengehäuse. A aus Diatomeenschalen, B aus feinen Sandkörnchen, C aus feinen und groben Sandkörnchen, D aus Diatomeenschalen und Sandkörnchen, E aus groben Sandkörnchen, F die gleiche Form wie E, aus blauen Glassplittern gebaut. (Nach Verworn.)

glasförmiger, abgeflachter Schale, Umriß kreisförmig, selten eckig oder sternförmig. Schalenoberfläche mit sehr feiner hexagonaler Felderung. Der Durchmesser schwankt zwischen 40 und 200 μ. Chromidium netzförmig. Pseudopodien lappig.

Süßwassertümpel.

Fig. 736. Schema des Zeugungskreises von Trichosphaerium Sieboldi Schn. I ausgebildetes agames Individuum. I A u. I B plasmotomische einfache und multiple Teilung eines solchen. II multiple agame Teilung (Agamogonie). III Auswanderung der einkernigen Nachkommen (Agameten). IV—VI deren Heranwachsen und Kernvermehrung (Entwicklung des Agameten zum Gamonten). VI A u. VI B entsprechen I A u. I B, plasmotomische einfache und multiple Teilung derselben. VII lebhafte Kernvermehrung, führt zur Bildung (Gamogonie) der in VIII ausschwärmenden Gameten (Isogameten). IX—XI deren Kopulation. XII Zygote. XIII—XIV Heranwachsen und Kernvermehrung im jungen Individuum (Agamont). (Nach Schaudinn aus Lang.)

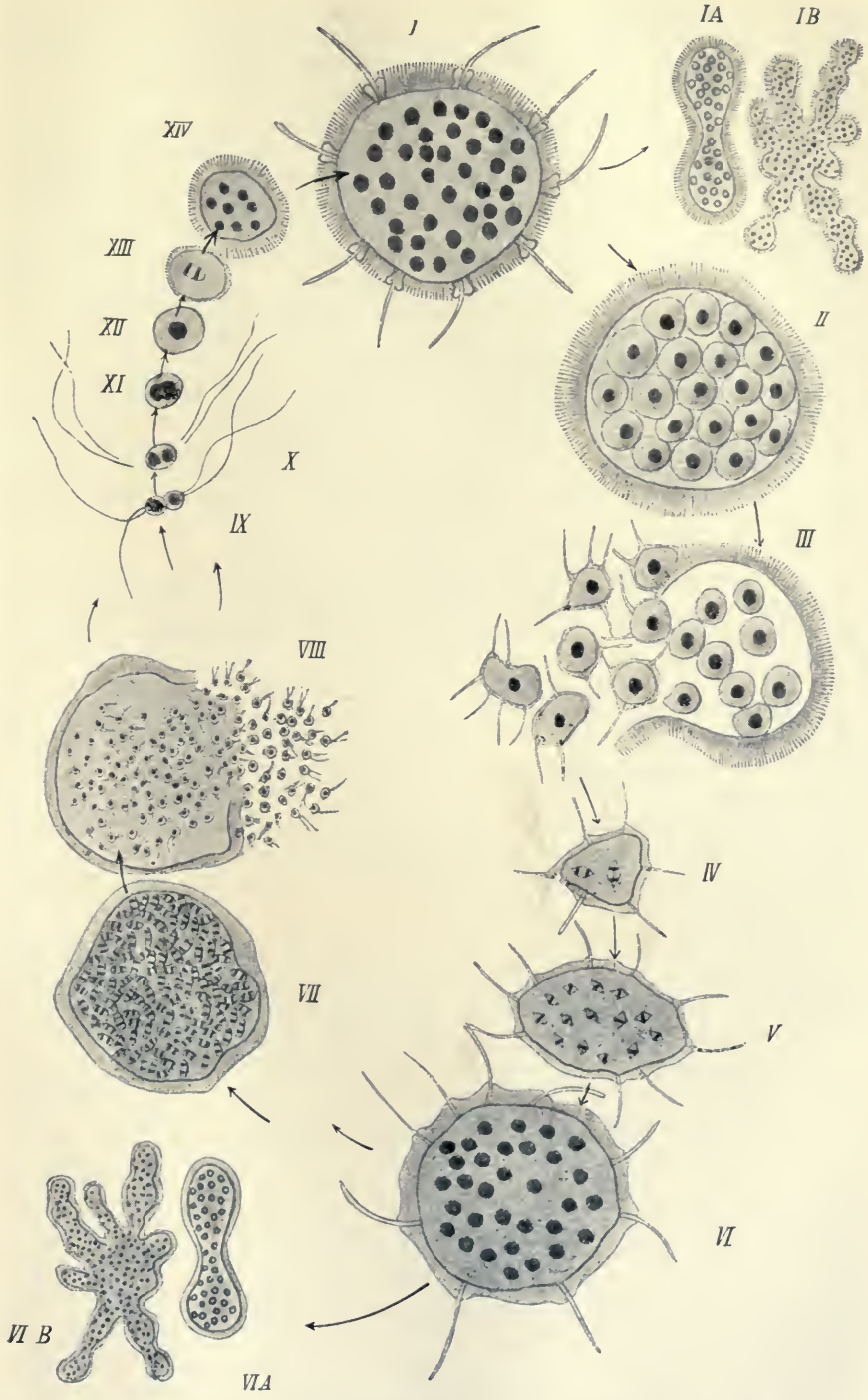



Fig. 736. (Figurenerklärung s. S. 738 unten.)

Pyxidicula Ehrenberg (P. operculata (Agardh), Fig. 143, S. 149) ist eine in vielen Merkmalen Arcella sehr ähnliche Gattung und wurde von manchen Autoren für eine Jugendform der ersteren gehalten. Doch ist sie stets einkernig und entbehrt des Chromidiums.

Difflugia Leclerc (D. urceolata Carter) ist eine sehr formenreiche Gattung mit charakteristischem Fremdkörpergehäuse von ballonförmiger Gestalt. Die Schalen sind zusammengekittet aus Diatomeenschalen, Algenmembranen, Spongiennadeln, Quarzkörnern und allen möglichen, den Tieren gelegentlich zur Verfügung stehenden kleinen, harten Partikeln (vgl. Fig. 735). Ein- oder zweikernig, auch vielkernig. Kern groß. Chromidium haubenförmig oder verästelt. Pseudopodien wenige, breit oder schmal, doch fast immer an den Enden abgerundet. Größe der Arten und Stadien zwischen 40 und 500 μ.

Sehr häufige Formen im Sumpfwasser.

Centropyxis Stein (Centropyxis aculeata [Ehrenberg], Fig. 724, S. 730). Schale aus Fremdkörpern zusammengesetzt, haubenförmig, mit mehreren Stacheln am apikalen Pol. Mündung exzentrisch. Kern im Haubenende, umgeben vom geweihähnlich verästelten Chromidium. Pseudopodien fingerförmig. Länge der Schale 80—260 μ, Höhe 36—80 μ, Breite 72—220 μ.

Im Sumpfwasser, zwischen Algen, sehr häufig.

Hierher gehören auch Cryptodifflugia (vgl. Fig. 733), eine Gattung mit zartem, durchsichtigem Pseudochitingehäuse, und Quadrula, eine Gattung, deren Schale aus vielen quadratischen Plättchen zusammengesetzt ist.

Euglypha Dujardin (E. alveolata Dujardin, Fig. 24, S. 26, Fig. 33, S. 33, Fig. 144, S. 150, Fig. 182, S. 176). Zarte Formen mit ei- oder flaschenförmiger Schale, bisweilen mit Stacheln am Hinterende. Schale zusammengesetzt aus kreisförmigen oder ovalen Kieselplättchen, welche einander an den Rändern decken. Kern im Hinterende, Chromidium haubenförmig (Fig. 24, S. 26). Zur Seite von demselben die Vorräte von Reserveplättchen für den Bau der Tochterschale. Pseudopodien fadenförmig, aber nicht anastomosierend. Größter Durchmesser der Schale 25—150 μ.

In klarem Sumpfwasser.

In die Nähe gehört Paulinella chromatophora Lauterb. (vgl. Fig. 90, S. 79) mit einer aus viereckigen Platten bestehenden eiförmigen Schale und mit zwei blaugrünen Chromatophoren.

Zwischen Diatomeen in stehendem Süßwasser.

Hierher gehört auch Pseudodifflugia Schlumberger, eine Form mit weicher, aus Fremdkörpern aufgebauter Schale (vgl. Fig. 146, S. 152), deren fadenförmige Pseudopodien sich verzweigen.

Provisorisch muß in der Nähe dieser Formen die von Schaudinn genauer untersuchte Gattung Trichosphaerium Schneider untergebracht werden. Trichosphaerium Sieboldi Schn. ist ein vielkerniges, flache Krusten bildendes Rhizopod mit fadenförmigen Pseudopodien; es besitzt einen eigenartigen Generationswechsel (vgl. Fig. 736), dessen agame Generation in der weichen, gallertigen Körperhülle zahlreiche feine, radiär gestellte Stäbchen aus kohlensaurem Magnesium (nach neueren Untersuchungen doch kohlensaurem Kalk) aufweist, während die gametenbildenden Individuen nur die nackte Gallerthülle haben. Die Hülle ist mit besonders differenzierten, persistenten Oeffnungen für die Pseudopodien versehen. Beide Formen können sich

während des vegetativen Lebens durch einfache Zweiteilung, Knospung oder multiple Plasmotomie vermehren. Die stäbchenführende Form jedoch zerfällt zuzeiten innerhalb der Hülle in zahlreiche einkernige Teilstücke (Fig. 736 II und III), die nach Zerstörung der Hülle als kleine Amöben auswandern und — nach Ausscheidung der rein gallertigen Hülle — zu Individuen der zweiten Generation heranwachsen. Diese erzeugen durch multiple Teilung zahlreiche kleine zweigeißelige Isogameten (Fig. 736 VIII). Die Zygote wächst zu dem stäbchentragenden Individuum der ersten Generation wieder heran. Diese Angaben scheinen mir nicht vollkommen gesichert zu sein und bedürfen der Nachuntersuchung.

Marin. Ost-, Nordsee und Mittelmeer.

Gromia Dujardin (G. oviformis Duj., Fig. 737, synonym mit Hyalopus Dujardini, Gromia Dujardini). Schale kugelig oder eiförmig, pseudochitinig, weich, Mündung endständig. Nicht selten bekommt

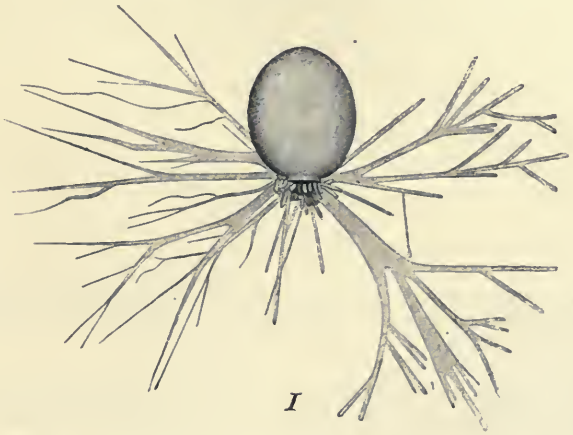



Fig. 737. Gromia oviformis Duj. Eiförmiges Individuum. (Nach Verworn.)

die Schale 2 oder mehr (selbst 20—25) Mündungen, wird schlauchförmig, verzweigt sich und erreicht eine Größe von 5 mm Durchmesser. 26—300 μ Durchmesser der Schale der kugeligen, einmündigen Individuen. Pseudopodien fadenförmig, verzweigt, aber nicht anastomosierend (vgl. dagegen Allogromia), oft breit-strangartig, hyalin, rein ektoplasmatisch. Nicht imstande zu extrathalamer Verdauung. Individuen ein- oder vielkernig. Zwischen den Kernen „braune Körper". Die vielkernigen Individuen zerfallen in nackte, eingeißelige Schwärmer, welche kopulieren (?). Weitere Entwicklung unbekannt. Süßwasser und Meer.

Chlamydophrys Cienk. [Chlamydophrys stercorea[1]) Cienk. von manchen Autoren auch den ähnlich charakterisierten Gattungen Platoum oder Enchelys zugerechnet (Fig. 738, S. 742)]. Diese Form, welche durch Schaudinn genauer studiert wurde, sieht der Microgromia ähnlich; auch bei ihr ist die Schalenmündung oft halsartig ausgezogen, und es kommt ein „Pseudopodienstiel" vor. Die Pseudopodien sind

1) Cienkowsky, in: Arch. f. mikr. Anat. Vol. 12. 1876. p. 39; Schaudinn, in: Arb. aus dem Kais. Gesundheitsamt. Vol. 19. 1903. p. 547.

vielfach verzweigt. Zonare Gliederung im Plasma sehr deutlich, Kern klein, bläschenförmig; das Chromidium umgibt ihn ringsum in Form

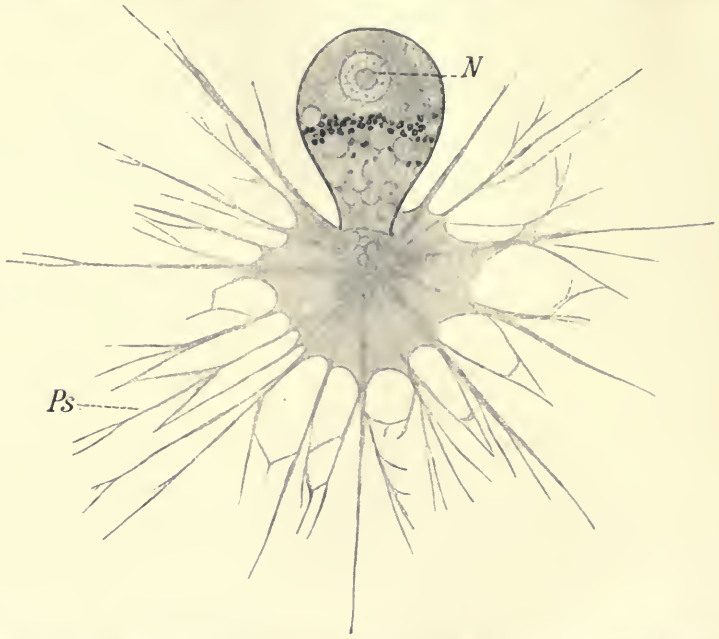



Fig. 738. Chlamydophrys stercorea (Cienk.). Einkammerige Süßwasserthalamophore mit pseudochitiniger Schale, deutlicher zonarer Gliederung im Plasma, anastomosierenden Pseudopodien (*Ps*), *N* Kern. (Nach Schaudinn.)

einer Hülle. Agame Teilung und Gametenbildung beobachtet. Die Zygote bildet eine kugelige Cyste mit dicker, brauner, höckeriger Hülle.

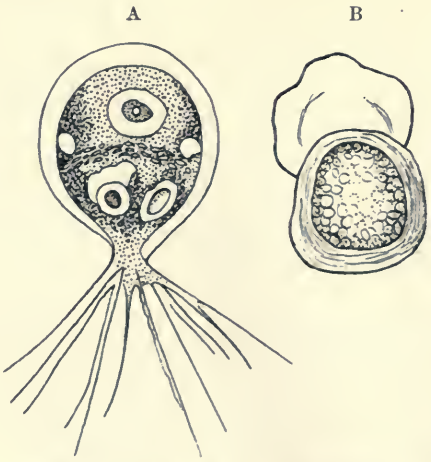



Fig. 739 A u. B. Chlamydophrys stercorea Cienk. A In freiem, B in encystiertem Zustand. (Nach Cienkowsky.)

Die Cyste muß angeblich, um zur Entwicklung zu gelangen, den Darmkanal eines Tieres passieren (Mensch, Maus etc.), im Darm oder in den abgelegten Faeces schlüpft eine kleine Amöbe aus, welche sich nach einiger Zeit mit der typischen Chlamydophrysschale umgibt und sich vermehrt; letzteres kann auch im Darm stattfinden, und zwar besonders bei solchem pathologisch veränderten Zustand des Dickdarms, der die alkalische Reaktion des Inhalts bedingt. Und zwar bildet die Amöbe dann keine Schale und vermehrt sich in atypischer Weise durch Teilung und Knospung.

Nach einer kurzen lebhaften Vermehrungsperiode soll aber die ganze Brut unter Degenerationserscheinungen zugrunde gehen.

Solche Formen finden bei pathologischen Prozessen im Menschen auch bisweilen günstige Entwicklungsbedingungen außerhalb des Darmlumens. Sie haben sehr viel Beachtung und mannigfache Deutung erfahren. Sie wurden von Schaudinn selbst, der später ihre Zugehörigkeit zu Chlamydophrys angab, als eigenartige Amöben beschrieben unter dem Namen:

**Leydenia gemmipara** Schaudinn.

1896 Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. p. 951—963.

Schon Lieberkühn hatte in der Ascitesflüssigkeit, welche bei gewissen malignen Tumoren sich bildet, merkwürdige Zellen beobachtet; er hatte ihre Beweglichkeit konstatiert, über ihre sonstige Natur sprach er sich aber in keiner Weise aus. Seitdem sind diese Zellen wohl von vielen Untersuchern gesehen, nicht aber weiter beachtet worden.

Erst 1896 wurde durch Leyden und Schaudinn eine genauere Untersuchung dieser Gebilde vorgenommen, und diese Autoren kamen zu dem überraschenden Resultat, daß es sich um einen neuen, in der Ascitesflüssigkeit des lebenden Menschen parasitierenden Rhizipoden handele. Da dies der erste Fall ist, daß bei einer krebsartigen Erkrankung des Menschen von einem hervorragenden Protozoenkenner die Protozoennatur vorhandener Gebilde konstatiert wurde, wobei zu gleicher Zeit der klinische Befund durch eine der ersten Autoritäten festgelegt ist, so verlohnt es sich, auf die Sache etwas näher einzugehen.

Nach Leydens Darstellung fanden sich die zu besprechenden Gebilde in der Ascitesflüssigkeit eines Mannes, der nach dem späteren Sektionsergebnis an Magencarcinom litt, und eines Mädchens, welches ebenfalls Tumoren im Bereich der Bauchhöhle aufwies. In der Flüssigkeit, welche durch Punktion gewonnen wurde, fielen neben weißen und roten Blutkörperchen und endothelartigen Zellen „gewisse in großer Anzahl vorhandene rundliche, mit fettartigen Tropfen und gelbem Pigment ausgefüllte Zellen“ auf, „welche gewöhnlich in größeren Gruppen zusammenlagen und nur schwer zu trennen waren“. Sie bewegten sich lebhaft mit lappen- oder fadenförmigen Pseudopodien, besonders in den warmen Tagen des Juli. In Flüssigkeit, welche 3—7 Tage steril aufbewahrt wurde, starben sie nicht ab, sondern behielten ihre Bewegungsfähigkeit. Einzelne von ihnen enthielten rote Blutkörperchen in ihrem Körperplasma.

Schaudinn, welcher die Gebilde genau untersuchte, entschied sich, sie für amöbenartige Parasiten zu halten.

Er schildert die Amöben als kugelige oder unregelmäßige polygonale Bildungen im Ruhezustand, deren Oberfläche mit Buckeln und Höckern besetzt ist. Ekto- und Entoplasma ist nicht immer regelmäßig abgegrenzt, doch läßt sich ein mehr hyalines Plasma, welches meist die Hauptmasse der Pseudopodien ausmacht, von einem opaken, mit zahlreichen stark lichtbrechenden, gelblichen Körnern durchsetzten Plasma unterscheiden; letzteres nimmt aber auch an der Bildung der Pseudopodien teil (Fig. 740 A—C).

Das Tier bewegt sich ziemlich träge (60 μ in 15 Minuten); dabei wird in der Bewegungsrichtung eine breite hyaline Pseudopodienplatte gebildet, in welche das körnige Entoplasma allmählich übergeht und einzelne dünne Stränge bis zum Rand hin entsendet (Fig. 740 A—C). Die dünnen Stränge können sogar über den Rand hinausragen und lange spitze Pseudopodien bilden, deren Basen dann, wie durch eine Schwimmhaut, durch die lamellösen Platten des hyalinen Plasmas verbunden sind. Alle diese Eigentümlichkeiten der Pseudopodien sind sehr ähnlich denjenigen der freilebenden Amoeba placopus. Das Hinterende der Leydenia zeigt oft fadenförmige körnige Fortsätze.

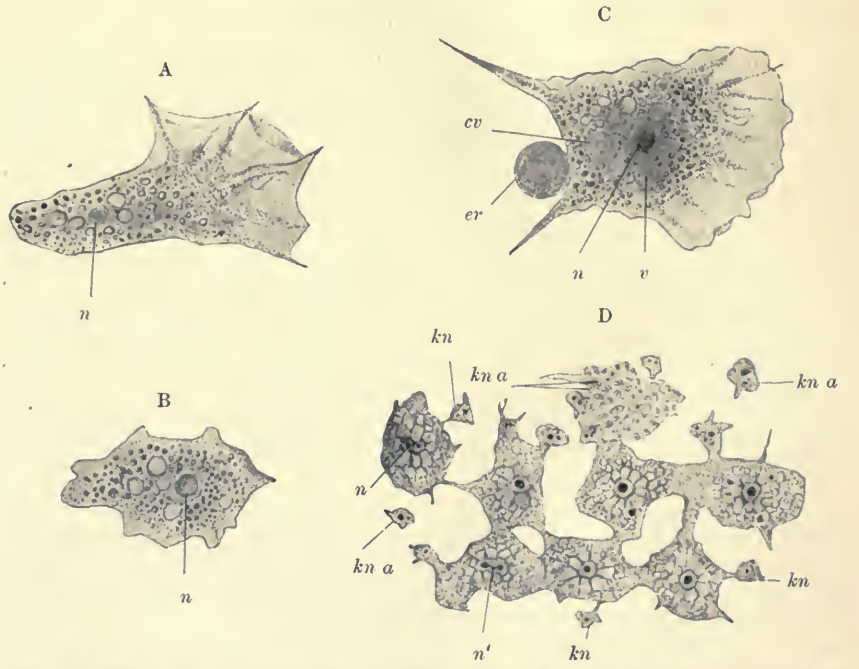



Fig. 740 A—D. Leydeniaform von Chlamydophrys stercorea Ctenk. A Amöbe in Bewegung, B Amöbe in Ruhe, C Amöbe in Bewegung mit fadenförmigen Pseudopodien, D Plasmodien- und Knospenbildung. *n* Kern. *n'* Kern in Teilung. *v* Vakuole. *cv* kontraktile Vakuole. *kn* Knospen. *kn. a* aus Knospungen entstandene kleine Amöbe. *er* rotes Blutkörperchen. (Nach Schaudinn.)

Das Entoplasma enthält außer gelben, fettartigen Körnern, welche sich in Osmium schwärzen und in absolutem Alkohol auflösen, eckige kristallähnliche Gebilde, welche im polarisierten Licht doppelbrechend sind; Schaudinn faßt sie daher als Exkretkörner auf. Die Leydenia nährt sich von roten und weißen Blutkörperchen, welche sie umfließt und in Nahrungsvakuolen verdaut. Einen Teil der gelblichen Plasmaeinschlüsse führt daher Schaudinn auf unverdautes Hämoglobin zurück.

Das Plasma ist mit zahlreichen Vakuolen erfüllt, welche im zentralen Teil am größten sind. Eine pulsierende Vakuole ist vorhanden, deren Kontraktion etwa viertelstündlich erfolgt.

Die Größe der Leydenia beträgt 3—36 μ. Das Tier ist in der Regel einkernig. Der Kern ist kugelig, bläschenförmig, schon im

Leben wahrnehmbar. In Präparaten zeigt er einen färbbaren Binnnenkörper, umgeben von Kerngerüstwaben, wie zahlreiche andere Rhizopoden. Die Kerngröße ist beim konservierten Tier konstant = $^1/_5$ des Körperdurchmessers; ein Tier von 25 μ Durchmesser hat einen Kern von 5 μ.

Plasmogamie, d. h. Verschmelzung zweier oder mehrerer Tiere, ohne Verschmelzung der Kerne, ist nicht selten. Es werden sogar aus zahlreichen Tieren bestehende Plasmodien gebildet.

Die Fortpflanzung erfolgt durch Teilung oder Knospung; die Tiere zerfallen in zwei Teilstücke, deren Größenverhältnis sehr verschieden sein kann, aber dem Größenverhältnis der Teilstücke des Kerns entspricht. Teilt sich der Kern in zwei gleiche Hälften, so auch das Plasma; bildet der Kern aber nur eine Knospe, so folgt auch jetzt das Plasma diesem Beispiel: stets bleibt das Verhältnis von Kerngröße und Plasmadurchmesser gewahrt (Fig. 740 D).

Der Kern teilt sich durch direkte Teilung (Fig. 740 D *n*), die Knospe, welche als Vorsprung über die Oberfläche der Leydenia sich vorwölbt, löst sich allmählich ab und kriecht als selbständige Amöbe davon. Sie kann sich sogleich fortgesetzt weiterteilen, so daß ein Haufen kleinster Amöben entsteht (Fig. 740 D *kn*, *a*).

Leyden und Schaudinn erklärten, über den Zusammenhang der Parasiten mit der Krebserkrankung nichts weiter aussagen zu können.

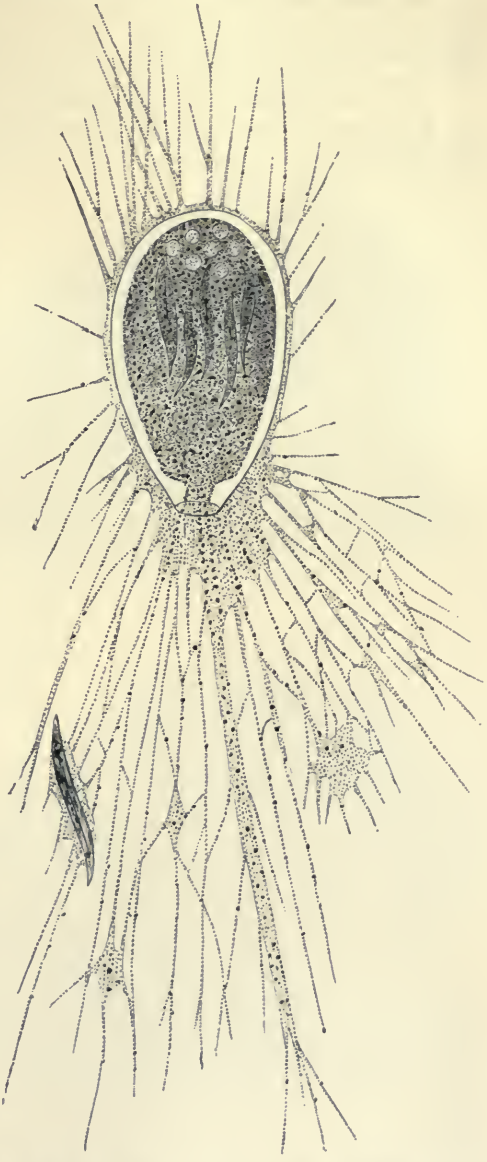


Fig. 741. Allogromia ovoidea Rh. umschließt mit ihren Rhizopodien eine Diatomee, welche so groß ist, daß die Verdauung außerhalb der Schale stattfinden muß. (Nach Max Schultze aus Lang.)

Erst viel später überzeugte sich Schaudinn von dem Zusammenhang der Leydenia mit Chlamydophrys, welche also nur als gelegentliches Vorkommnis bei Carcinom zu betrachten ist. Als Parasit

des Menschen und wegen ihrer interessanten Anpassungsfähigkeit verdient die Form besonderes Interesse.

Es empfiehlt sich, die eigenartigen parasitischen Zustände des Tieres durch die Benennung zu unterscheiden und sie als Leydeniaform der Chlamydophrys stercorea zu bezeichnen.

**2. Formen mit Rhizopodien** (Reticulosa p. pte.).

Allogromia Rhumbler umfaßt die früher mit Gromia identifizierten Formen, welche sich von dieser Gattung durch den Besitz

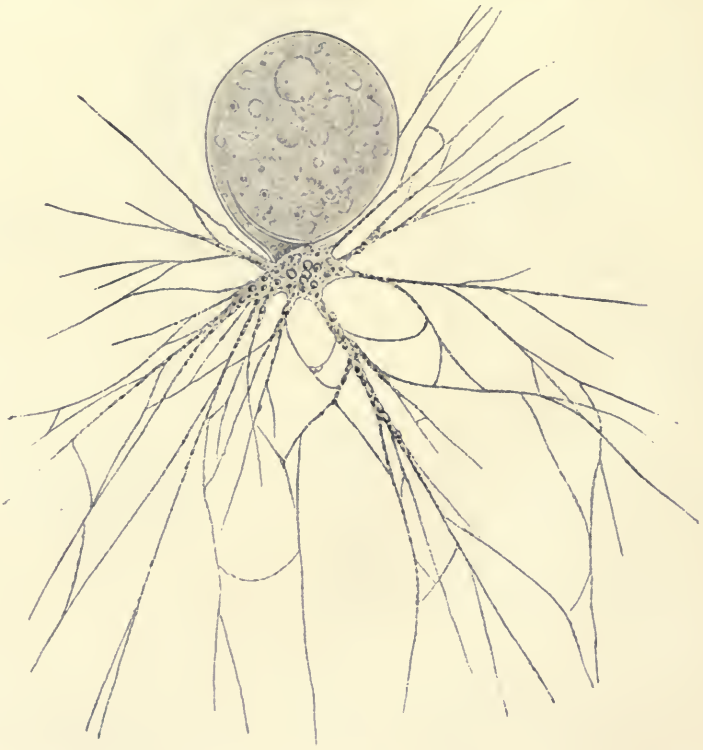


Fig. 742. Lieberkühnia sp. Süßwasserrhizopode mit verzweigten, reichlich gekörnelten Rhizopodien. (Nach Verworn.)

von Rhizopodien unterscheiden. Allogromia ovoidea Rhumbler (früher allgemein als Gromia oviformis Duj. bezeichnet, Fig. 741). Schale ei- bis kugelförmig, pseudochitinig biegsam, oft durchsichtig. Mündung terminal. Weichkörper gelb bis rotbraun. 1—2 Kerne. Das aus der Mündung austretende Protoplasma legt sich oft mantelartig um die Schale; von dieser Schicht entspringen dann die Pseudopodien. Fortpflanzung nach Swarczewsky, agame multiple Teilung und Bildung amöboider Gameten.

Marin und Süßwasser.

Lieberkühnia Claparède und Lachmann (L. Wagneri Cl. und L., Fig. 742). Gestalt eiförmig, Hülle zart, dicht anliegend, biegsam.

Mündung seitlich, Schale bilateral, Pseudopodien entspringen von einem Pseudopodienstiel, der in der Mitte des Weichkörpers entspringt, innerhalb der Schale schon isoliert sichtbar ist und beim Austreten ein stark entwickeltes Pseudopodiennetz von sich ausgehen läßt. Bei der Teilung wird die Schale mitdurchschnürt. 1 bis viele Kerne. Plasma reich vakuolisiert. 40—150—900 μ Durchmesser der Schale.

Süßwasser und marin.

Microgromia R. Hertw. (M. socialis Arch., Fig. 145, S. 151). Schale flaschenförmig, durchsichtig, pseudochitinig, Körper die Schale nicht ganz ausfüllend, Pseudopodien von einer zentralen Masse, einem „Pseudopodienstiel" entspringend, retikulär. Tochterindividuen, bei der Teilung mit den Pseudopodien vereinigt bleibend, so daß Kolonien entstehen. Bildung von begeißelten Schwärmern durch Querteilung.

Süßwasser.

2. Unterordnung.

**Polythalamia**

M. Schultze.

Die ganz außerordentlich formenreiche Gruppe der Polythalamien, welche ausschließlich aus marinen Formen besteht, soll hier nur in aller Kürze behandelt werden. Alle hierher gezählten Formen besitzen Rhizopodien. Die Schalen zeigen eine große Mannigfaltigkeit, indem sie bei den primitiven Formen zum Teil gallertig mit Fremdkörpereinlagerung, zum Teil Fremdkörperschalen mit harter, pseudochitiniger oder kalkhaltiger Kittsubstanz, zum Teil (besonders bei den höheren Formen) ohne Fremdkörper rein kalkig sind. In letzterem Falle besteht die Schalensubstanz stets aus Kalkspat, einerlei, ob es sich um perforate oder imperforate Schalen handelt. Die Fremdkörper sind meist Sandkörn-

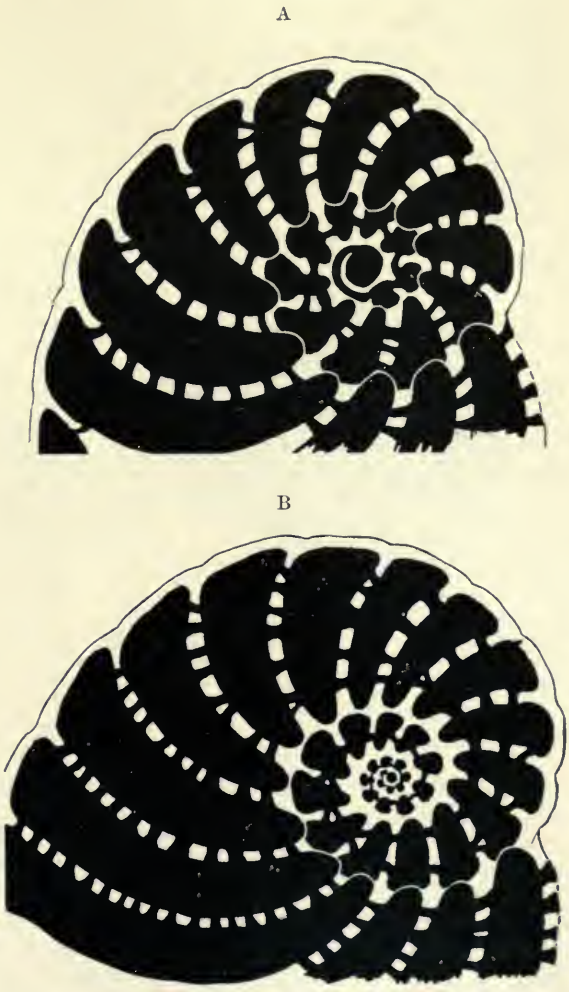



Fig. 743 A u. B. Peneroplis pertusus Forsk. A Innenraum der makrosphärischen, B der mikrosphärischen Schale. (Nach Winter.)

chen, daher spricht man von sandschaligen Formen. Die rein kalkigen Formen bilden die große Mehrzahl. Der Schalenhohlraum ist entweder ungeteilt oder (bei der Mehrzahl der Formen) regelmäßig segmentiert, oder in mehrere regelmäßig angeordnete Kammern geteilt; zuweilen ist er mit sekundärer Schalensubstanz unregelmäßig „labyrinthisch“ erfüllt. Bei den Formen mit Kalkschalen sind entweder eine oder einige wenige Oeffnungen vorhanden, welche den Pseudopodien den Durchtritt gestatten (Imperforate), oder die Schale ist von zahlreichen feinen Poren siebartig durchsetzt (Perforate). Diese Poren können entweder relativ weit sein (mehrere Mikromillimeter Durchmesser), dann stehen sie meist weiter auseinander; oder sie sind sehr eng und stehen so eng aneinander, daß die Schale auf Schliffen ein Bild bietet, welches an das Dentin der Wirbeltiere erinnert. Bei solchen Formen fehlt manchmal eine spezielle größere Schalenmündung.

Trotz der Zerlegung der Schale in viele Kammern ist der Weichkörper oft einkernig. Doch pflegt bei den polythalamen Formen während des Wachstums eine größere Anzahl von Kernen aufzutreten. Nur multiple agame Teilung des Weichkörpers und Gametenbildung ist bekannt. Der Generationswechsel und der damit verbundene Schalendimorphismus, welcher eine sehr weite Verbreitung hat, wurde oben schon besprochen (S. 729 ff.). Die Schalen der beiden Generationen sind durch die Größe der Zentralkammer unterschieden, welche auch als Embryonal- oder Anfangskammer bezeichnet wird.

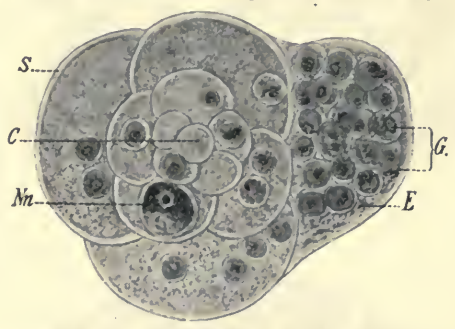



Fig. 744. Makrosphärisches Individuum von Globigerina sp., mit zahlreichen Gametenkernen. *C* Zentralkammer. *S* Schalenwand. *E* Endkammer. *Nn* Primärkern. *G* Sekundärkerne. (Original nach gefärbtem Präparat.)

Die Form der Schalen ist sehr mannigfaltig, indem stab-, röhren-, bäumchen-, kugel-, scheiben-, schnecken-, bischofsstabähnliche Formen etc. in den verschiedensten Modifikationen bei sandschaligen, gemischtschaligen und kalkigen, bei perforaten und imperforaten Formen vorkommen. Die Gestalt der Schalen, ferner ihre sonstige Beschaffenheit, ob sie ein- oder vielkammerig, perforiert oder unperforiert, kalk- oder sandschalig sind, alle diese Merkmale müssen bei der Systematik herangezogen werden, obwohl sich eine Unmenge von Uebergängen finden. Auch ist die Schale in ihren verschiedenen Eigenschaften ganz ungemein variabel. Und außerdem finden sich in verschiedenen Gruppen parallele Formenreihen. Das erschwert die Systematik ganz ungemein.

Auch gliedern sich, durch kontinuierliche Uebergänge verbunden, einkammerige Formen den Polythalamien an, so daß manche Autoren ganz andere Einteilungsweisen der in der Ordnung vereinigten Formen durchführen. So werden vielfach die auf S. 746 ff. angeführten einkammerigen Formen mit retikulären Pseudopodien den hier behandelten Formen angegliedert. Dann werden vielfach den „Reticulosa“ auch nackte Formen angereiht, wie Biomyxa, Protogenes,

Protomyxa, Rhizoplasma (Fig. 745). Es sind dies Formen mit nacktem Protoplasma, welche im Gegensatz zu den Amöbinen oft fein verzweigte, netzartige, reichlich anastomosierende Pseudopodiengeflechte entwickeln. Von allen diesen Formen wissen wir aber zurzeit noch nicht, ob wir sie als selbständige Formen betrachten dürfen und ob sie nicht vielmehr Stadien von Foraminiferen und anderen Organismen darstellen (vgl. hierzu auch S. 719).

Von den vielen Systemen, nach denen man die marinen Foraminiferen einteilt, ist dasjenige von Rhumbler dadurch ausgezeichnet, daß es neben der Schalenmorphologie und Zusammensetzung gewisse biologische Prinzipien zur Grundlage hat. Unter Berücksichtigung

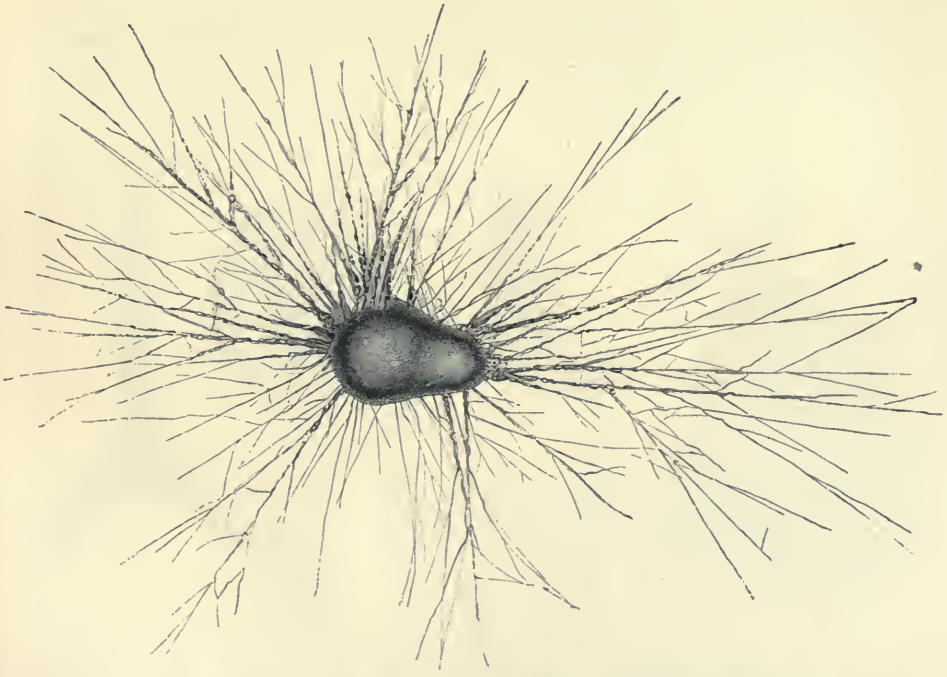


Fig. 745. Rhizoplasma Kaiseri Verw. Nacktes einkerniges Rhizopod mit stark entwickelten Rhizopodien.

der paläontologischen Befunde nimmt Rhumbler mit Neumayer an, daß die kalkschaligen Formen sich aus sandschaligen, durch Vermittlung von gemischtschaligen Formen entwickelt haben. Bei der Entwicklung der einzelnen Formenreihen seien drei Prinzipien vor allem wirksam gewesen, indem 1) möglichste Festigkeit des Gehäuses, 2) bei deren Erzielung gleichzeitig möglichst großer Rauminhalt und 3) möglichste Einfachheit des Gehäuses das Endziel der Stammreihen darstelle. Dabei ist ähnlich wie in dem älteren System von d'Orbigny der Form der Schale ein Hauptgewicht beigelegt, dagegen die Substanz der Schale erst in zweiter Linie berücksichtigt.

So gelangt er zur Einteilung in 10 Familien:

1) Rhabdamminidae Rhumbler,
2) Ammodiscidae Rhumbler,

3) Spirillinidae Rhumbler,
4) Nodosinellidae Rhumbler,
5) Miliolinidae Brady em. Rhumbler,
6) Orbitolitidae Reuss,
7) Textularidae Brady,
8) Nodosaridae Rhumbler,
9) Endothyridae Rhumbler,
10) Rotalidae Brady em. Rhumber.

In den Lehrbüchern findet man meist eine Teilung in die zwei Legionen:

Imperforata Carpenter,
Perforata Carpenter

durchgeführt. Oder es ist das System von Brady angewandt, welches die folgenden 8 Familien unterscheidet: Gromiidae, Astrorhizidae, Lituolidae, Textularidae, Cheilostomellidae, Lagenidae, Globigerinidae, Nummulitidae.

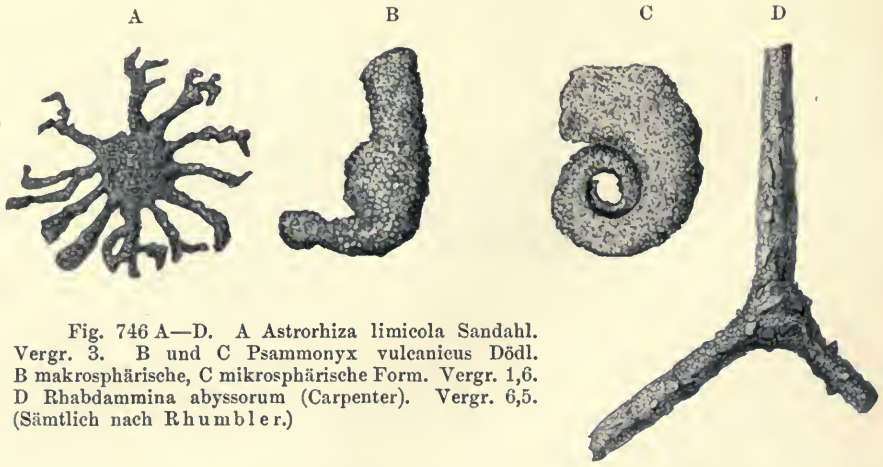



Fig. 746 A—D. A Astrorhiza limicola Sandahl. Vergr. 3. B und C Psammonyx vulcanicus Dödl. B makrosphärische, C mikrosphärische Form. Vergr. 1,6. D Rhabdammina abyssorum (Carpenter). Vergr. 6,5. (Sämtlich nach Rhumbler.)

Die Polythalamien sind in der in diesem Buch vorgenommenen Abgrenzung ausschließlich Meeresbewohner. Sie sind in allen Meeren der Erde verbreitet, doch ist ihr Formenreichtum und die Größe der Individuen in den wärmeren Meeren am höchsten entwickelt.

Die Mehrzahl der Formen lebt auf festem Substrat, am Meeresboden, auf Wasserpflanzen etc. Die Globigerinen sind pelagisch und mit entsprechenden Anpassungen, Schwebstacheln an der Schale etc. versehen.

Die Schalen der in ungeheuren Massen vorkommenden Tiere sind sehr erhaltungsfähig. In manchen Gegenden kommen die leeren Schalen in solchen Mengen vor, daß sich z. B. bei Gaeta in einer Grundprobe in einem Gramm feingesiebten Sandes ca. 50000 Schalen fanden. Wenn sie nicht, wie oft in der Tiefsee, durch den Kohlensäuregehalt des Meerwassers gelöst werden, so werden sie in Schichten abgelagert, welche bedeutende Mächtigkeit erreichen können. Sehr ausgedehnte Schichtenkomplexe der Erdrinde, wie Kreide, Nummulitenkalk, Grünsandstein, sind vollkommen von den Schalen zahlloser Foraminiferen erfüllt, ja bestehen fast ganz aus ihnen.

### 1. Familie: **Rhabdamminidae** Rhumbler.

Die stets einkammerigen Schalen sind kugelig, stern-, kuchen- oder röhrenförmig, auch verzweigt, nie aufgewunden, mit einer oder mehreren Mündungen versehen; sie sind gallertig, pseudochitinig oder Fremdkörperschalen.

Myxotheca Schaudinn, kugelige oder halbkugelige Form mit gallertiger Hülle, in welcher Fremdkörper mehr oder weniger lose eingelagert sind.

Astrorhiza Sandahl (Fig. 746 A), freilebende Formen mit Schlamm- oder Sandschalen von Röhren-, Stern-, Astform.

Fig. 747.

Saccamina Carpenter, freilebende Formen mit kugeligem Fremdkörpergehäuse, Mündung auf kurzem, zitzenförmigem Hals. Gehäuse durch gefärbte Kittmasse gelblich bis braunrot.

Rhabdammina Carpenter (Fig. 746 D), Fremdkörperschalen, stabförmig,

Fig. 748.

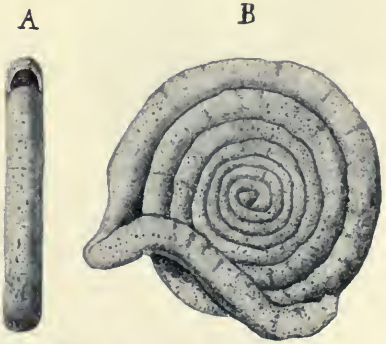



Fig. 747. Haliphysema Tumanowiczii. (Nach Lankester.)

Fig. 748 A u. B. A Ammodiscus incertus d'Orb. von der Kante. B A tenuis Brady, von der Breitseite gesehen. Vergr. ca. 12. (Nach Brady aus Lang.)

sternförmig oder unregelmäßig verzweigt, mit oder ohne zentralen Kammerteil in der Mitte. Die offenen Enden der Röhren stellen die Mündungen dar.

Haliphysema Bowerbank (Fig. 747), säulenförmige Gehäuse, mit einer verbreiterten Fußplatte an der Unterlage festgewachsen, zum großen Teil aus Schwammnadeln zusammengesetzt. Ein Teil der Arten dieser Gattung wurde früher für Schwämme gehalten und von Haeckel zu den Physemarien gestellt.

### 2. Familie: **Ammodiscidae** Rhumbler.

Einfache, einkammerige, manchmal unregelmäßig segmentierte Röhren, mit mehr oder weniger spiraler Einrollung; zum Teil sandschalig, zum Teil kalkschalig.

Ammodiscus Reuß (Fig. 748), scheibenförmige Arten, aus einer in einer Ebene aufgerollten Sandröhre von sehr feiner Struktur und braunroter Kittmasse, ca. 3 mm Durchmesser, meist im tiefen Wasser.

Psammonyx Döderlein (Fig. 746 B und C), Schalen zu dünnen Platten komprimiert, die mehr oder weniger spiralig eingekrümmt sind, die späteren Umgänge berühren die Wandungen der früheren nicht.

Die Schalen sind aus einer inneren Lage von Schwammnadeln und einer äußeren von Sandkörnchen gebildet und erreichen 5—6 cm Durchmesser.

Cornuspira M. Schultze, besitzt eine scheibenförmige Schale mit schlitzförmiger Mündung, welche aus einer rein kalkigen, sich allmählich stark erweiternden Röhre besteht. Kommt ebenfalls in größeren Tiefen vor.

Fig. 749.

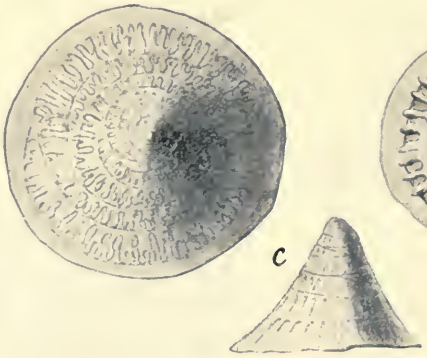



Fig. 750.

Fig. 749 A—C. Patellina corrugata Williamson. Schale A von der Spitze, B von der Basis, C von der Seite. Vergr. 90—115. (Nach Brady aus Lang.)

Fig. 750 A u. B. Nodulina (Reophax) nodulosa Brady. A Schale von außen. B Innenansicht der halbierten Schale. Vergr. ca. 10. (Nach Brady aus Lang.)

### 3. Familie: **Spirillinidae** Rhumbler.

Spiralig gewundene, perforierte, stets kalkige Schalen, welche in ihrer höchsten Entwicklung durch Ausbildung säckchenartiger Ausstülpungen ihrer peripheren Röhrenwand kammerartige Räume erzeugt haben.

Patellina Will. (Fig. 749), kegelförmige Schale mit einer äußeren spiral- oder ringförmigen Lage von Kammern, welche sekundäre Unterabteilungen besitzen; das Innere des Kegels ist entweder mit hyaliner Schalensubstanz oder mit Kammern erfüllt. Die agame Fortpflanzung dieser Gattung ist durch Schaudinn untersucht, welcher fand, daß ihr manchmal Plasmogamie des Inhalts mehrerer Individuen vorausgeht.

### 4. Familie: **Nodosinellidae** Rhumbler.

Schalen sandig oder mehr oder weniger kalkig. Wand perforat oder imperforat; vielkammerig, wobei die Kammern eine gerade oder wenig gebogene Reihe bilden. Rhumbler nimmt an, daß diese Familie die Stammformen aller höheren Polythalamien umfaßt.

Nodulina Rhumbler (Fig. 750), Schale eine stabförmige Kammerreihe darstellend, grobsandig.

Fig. 751. Calcituba polymorpha Roboz. Sternförmiges, verzweigtes Individuum. Vergr. ca. 50. (Nach Schaudinn aus Lang.)

### 5. Familie: **Miliolinidae** Brady em. Rhumbler.

Schale polythalam; imperforat (mit Ausnahme der Embryonalkammer von Peneroplis); in der Regel rein kalkig, porzellanartig, manchmal mit Sandpartikeln untermengt oder vollständig sandig. Im brackischen Wasser chitinig oder chitinig-sandig; in großen Tiefen zu einer dünnen homogenen, kieseligen Schalenhaut sich verändernd.

Peneroplis Montfort, schneckenförmig aufgerollte Schale, rein kalkig, mit zahlreichen Oeffnungen, ungeteilten Kammern, manchmal

Fig. 752.

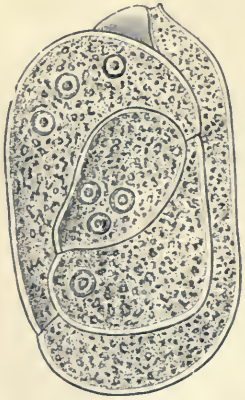


Fig. 753.

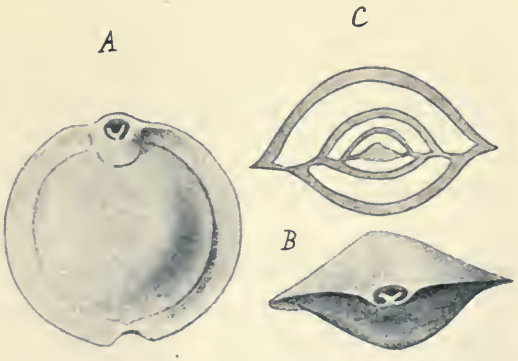



Fig. 752. Biloculina nach gefärbtem, durchsichtig gemachtem Objekt; Kerne deutlich. (Nach R. Hertwig aus Lang.)

Fig. 753 A—C. Biloculina depressa d'Orb. A Schale von der Fläche, B von der Mündungsseite, C im Querschnitt. Vergr. ca. 30. (Nach Brady aus Lang.)

die Endkammern reihenförmig angeordnet. Flachwasser. Fortpflanzung durch Winter untersucht (s. oben S. 732).

Calcituba v. Roboz (Fig. 751), röhrenförmige, oft vielfach verzweigte Form mit kalkiger Schale. Nach Schaudinn erfolgt Fortpflanzung durch Teilung des Plasmas und Auswandern nackter amöboider Organismen, welche sich später mit Kalkschalen umgeben. Die Vereinfachung in der Form bei dieser interessanten Art wird als Degeneration aufgefaßt.

Biloculina d'Orbigny,
Triloculina d'Orbigny,
Quinqueloculina d'Orbigny:

Diese drei Gattungen, oft jetzt als Genus Miliolina Lamarck zusammengefaßt, besitzen schneckenförmig aufgerollte Schalen, deren letzte Kammern immer die früheren vollkommen umfassen. Die drei

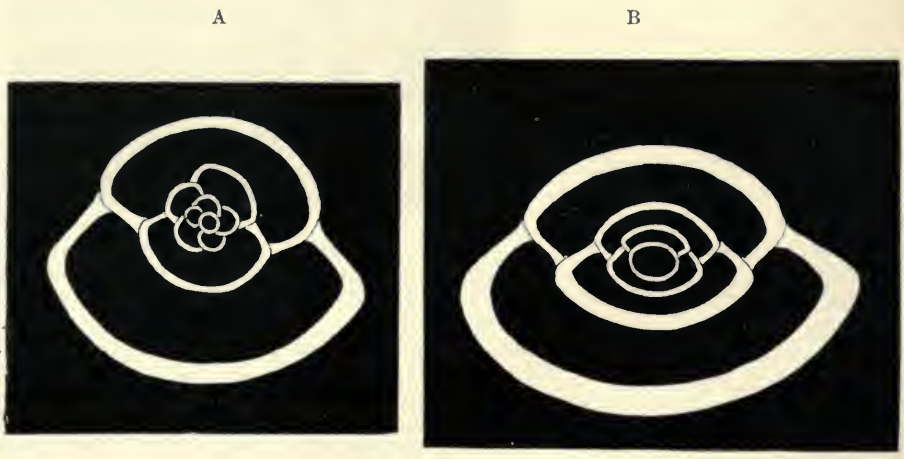



Fig. 754 A u. B. Biloculina. Querschnitt durch die Schale A eines mikrosphärischen, B eines makrosphärischen Individuums. (Nach Schlumberger aus Lang.)

Gattungen d'Orbignys werden nach folgenden Merkmalen unterschieden: bei der ersten umhüllen die 2 letzten Kammern das übrige Schalengebilde vollständig, bei den beiden anderen bilden 3 resp. 5 Kammern die äußerste Lage. Die Gattung gehört zu den wichtigsten gesteinsbildenden Foraminiferen der früheren Erdperioden (Eocän von Paris) und der Jetztzeit (Fig. 754).

### 6. Familie: **Orbitolitidae** Reuss em. Rhumbler.

Diese Familie ist aus Formen zusammengesetzt, welche sandige, kalkig imperforate oder perforate Schalen besitzen, welche ein zyklisches Wachstum besitzen. Die Schalen sind flach, alle Kammern, außer den ersten, sind durch sekundäre Wände untergeteilt.

Orbitolites Lamarck (vgl. Fig. 34, S. 34), kalkig imperforate Form. Die großen Individuen leben litoral in den tropischen und subtropischen Meeren.

### 7. Familie: **Textularidae** Brady.

Schalen sandig, kalkig-sandig oder rein kalkig, meist perforat, selten imperforat. Kammern in zwei oder mehr alternierenden Reihen, welche bei den höheren Formen spiral aufgewunden sind.

Textularia Defrance (Fig. 755 A und B), zweireihige Schale mit schlitzförmiger Oeffnung, welche quer zur Schalenlängsachse an der Basis der Innenwand der Endkammer sitzt.

### 8. Familie: **Nodosaridae** Rhumbler.

Schale stets kalkig, sehr fein perforiert; Kammern perlschnurartig aneinandergereiht in gerader, gebogener oder planospiraler Anordnung. Bei den Lageninen trennen sich die neuen Kammern sofort nach ihrer Entstehung als selbständige monothalame Schalen ab.

Nodosaria Lamarck (Fig. 755 E), gerade oder gebogene Kammerreihen; Kammern meist kugelig mit halsartiger Verlängerung.

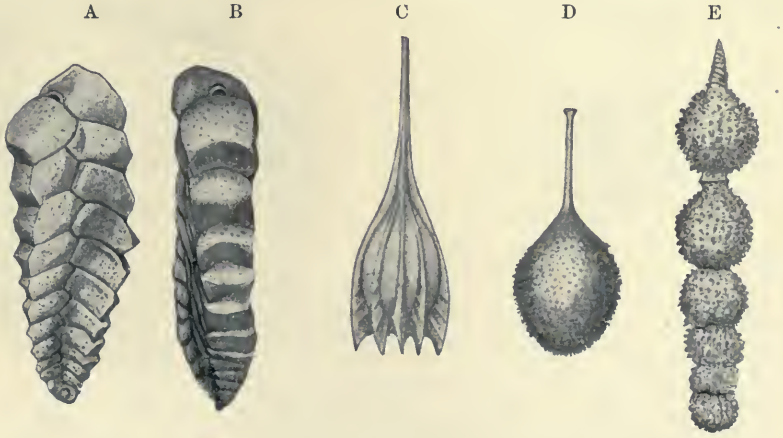



Fig. 755 A—E. A und B Textularia crispata Br. von der Fläche und von der Kante. C Lagena plumigera Br. D Lagena hispida Reuss. E Nodosaria hispida d'Orb. (Sämtlich nach Brady.)

Lagena Walker u. Boys (Fig. 755 C u. D), flaschen- oder beutelförmige Schalen von der Gestalt und Struktur der Kammern der Nodosaria.

### 9. Familie: **Endothyridae** Rhumbler.

Planospirale oder doch nur um eine kurze Achse aufgewundene einreihige Formen. Zum Teil Kammern durch sekundäre Scheidewände untergeteilt. Perforat und imperforat. Sandig, sandig-kalkig oder rein kalkig.

Endothyra Phil.

### 10. Familie: **Rotalidae** Brady em. Rhumbler.

Schale stets kalkig porös; frei oder festgewachsen, spiral, entweder so aufgewunden, daß alle Kammern auf der oberen Fläche sichtbar sind, auf der unteren Schalenfläche (wo die Oeffnung liegt) aber nur

die Kammern des letzten Umgangs, oder so, daß auf beiden Seiten nur der letzte Umgang sichtbar ist. Manchmal die Dorsalfläche, manchmal die Ventralfläche mehr konvex. Schale, namentlich bei festgewachsenen Formen, oft unregelmäßig, bei den höheren involuten Formen mit Kanalsystem.

Rotalia Lamarck (Fig. 723, S. 729), flach, schneckenförmig, fein perforiert, mit sekundärer Ablagerung über den Suturen und im Umbilicus, Oeffnung in der Nähe des peripheren Randes der letzten Kammer. Die größeren Arten mit interseptalen Kanälen.

Globigerina d'Orbigny (vgl. Fig. 291, S. 310), und

Hastigerina Thomson, zwei pelagische Gattungen mit schneckenförmig aufgewickelten, fein perforierten Schalen mit langen Schwebstacheln.

Fig. 756.

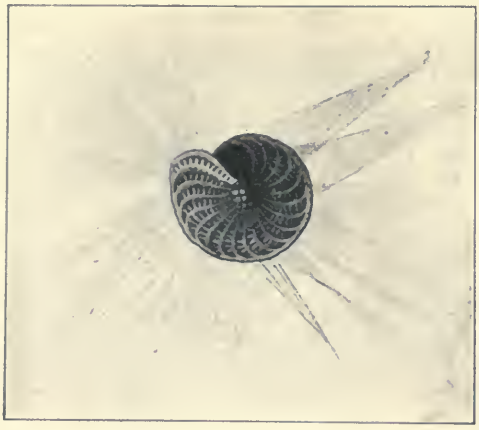


Fig. 757.

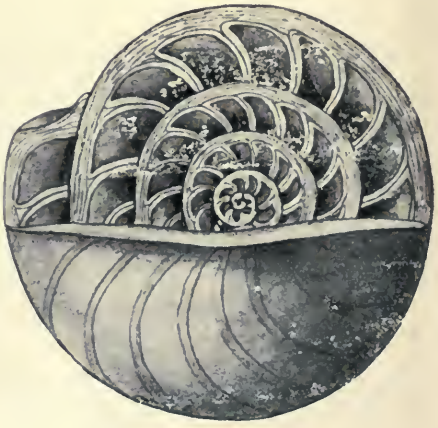


Fig. 756. Polystomella crispa. (Nach Max Schultze aus Lotsy.)

Fig. 757. Nummulites Cumingi Carp. Die eine Seite geöffnet, um die Kammerung zu zeigen. Vergr. 20. (Nach Brady aus Lang.)

Orbulina d'Orbigny (Fig. 72, S. 59), globigerinaähnliche Formen, deren letzte Kammer die früheren Kammern in Form einer großen Kugel umgibt.

Polystomella Lamarck (vgl. Fig. 71, S. 58 und Fig. 756). Die oft behandelte Form hat eine nautilusartig aufgewickelte Schale mit mehr oder weniger entwickeltem Kanalsystem; die Oeffnung besteht in einer V-förmigen Reihe von Poren.

Nummulites Lamarck (Fig. 757), die größten fossilen Formen umfassend mit wenigen rezenten Repräsentanten.

## Anhang: Xenophyophora F. E. Schulze.

In der Tiefsee finden sich eigenartige Organismen von Scheiben- oder Fächerform oder algenartig verästelter Gestalt, welche 2—7 cm Größe erreichen und aus einem Geflecht von zartwandigen, mikroskopisch feinen, teils engeren, teils weiteren Röhren bestehen. Diese sind teils netzig verbunden, teils strauchartig verästelt und in ein Gerüst von untereinander verklebten Fremdkörpern (Xenophya) ein-

gelagert; bei manchen Arten findet sich auch ein Filz von feinen haarartigen Fasern (Linellen) zwischen den Röhren. Die feineren Röhren (Granellare) sind mit vielkernigem Plasma erfüllt, welches manchmal in zahlreiche Stücke zerfallen ist (Schwärmerbildung?). Die gröberen Röhren (Sterkomare) enthalten zahlreiche, den Sterkomen der Foraminiferen zu vergleichende, meist dunkelbraun gefärbte, als Kotballen gedeutete Klumpen.

Fig. 758.

Fig. 758 A—C. Habitusbilder einiger Xenophyophoren. A Durchschnitt durch eine Scheibe von Psammetta erythrocytomorpha F. E. Sch. B Stanomma dendroides Hkl. C Stanophyllum zonarium Hkl. (Nach F. E. Schulze.)

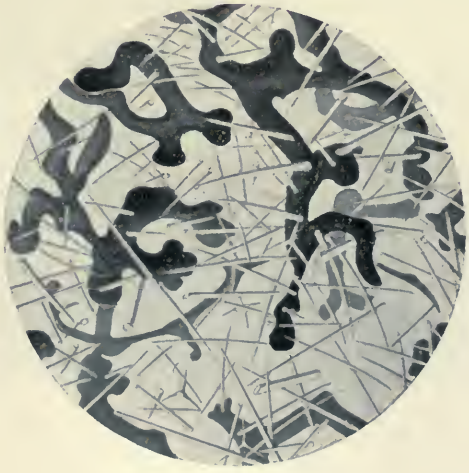


Fig. 759.

Fig. 759. Psammetta erythrocytomorpha F. E. Sch. Schnitt bei Vergr. 33. Die groben Röhren sind die Sterkomare, die feinen, blasseren die Granellare, dazwischen die nur aus Kieselschwammnadeln bestehenden „Xenophya". (Nach F. E. Schulze.)

Die Deutung dieser Organismen, welche früher zu den Spongien gerechnet wurden, als den Foraminiferen verwandte Rhizopoden ist durchaus hypothetisch, da noch keine lebenden Exemplare untersucht worden sind.

Gattungen: Psammina Haeckel, Psammetta F. E. Schulze, Stanomma Haeckel (vgl. Fig. 758 und Fig. 759).

V. Ordnung:

## **Radiolaria** Joh. Müller.

Während bei den Heliozoen eine gewisse Formbeständigkeit des Körpers durch Achsenfäden und Zentralkorn, durch lose Skelettelemente und nur bei wenig Arten durch zusammenhängende Skelette gewährleistet wird, finden wir bei den ebenfalls meist kugeligen, allseitig symmetrischen Radiolarien einen formbeständigen Skelettbestandteil,

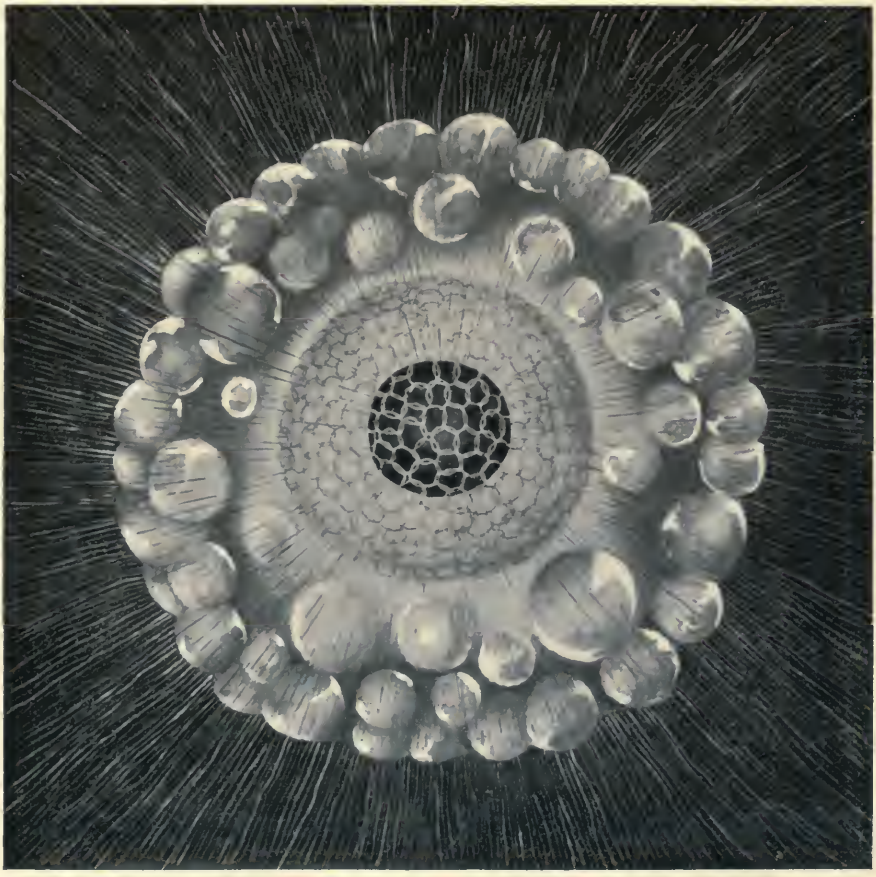


Fig. 760. Thalassicolla nucleata. Darstellung nach dem Leben. Vergr. 20. (Nach Huth.)

die Zentralkapselmembran, als Grundlage der Gesamtorganisation ausgebildet. Sie umschließt die Zentralkapsel, den wichtigsten, meist zentral gelegenen Bestandteil des Radiolarienkörpers, dessen Protoplasma die Kerne enthält.

Die Zentralkapsel ist stets von dem extrakapsulären Weichkörper umhüllt, einer Plasmaschicht, welche alle möglichen Einschlüsse enthalten kann. Auch bei den Foraminiferen kann das Plasma wie ein Mantel das Skelett und die zentralen Körperteile des Tieres

umhüllen (vgl. Fig. 741, S. 745). Aber bei ihnen kann das Plasma jederzeit auf Reiz hin wieder in die Schale zurückgezogen werden. Bei den Radiolarien jedoch ist der extrakapsuläre Weichkörper ein ständiges Organ des Tieres, welches ohne einen schädigenden Eingriff nicht beseitigt werden kann. Auch bei den Radiolarien besteht dieser Teil des Zellleibes aus einem Netz von Protoplasmasträngen, welche aber Gallertmassen (das sog. Calymma) umschließen. Von der Oberfläche der so gebildeten Schicht erst entsendet das Körperplasma die feinen, verzweigten, retikulären, wohl stets auch von Achsenfäden gestützten Pseudopodien (Fig. 760).

Der Entwicklung der extrakapsulären Gallertmassen verdanken manche der größeren Radiolarien ihren Körperumfang. Die Radiolarien sind überhaupt in der Hauptsache nicht allzu kleine Protozoen, indem ihr Durchmesser von 40—50 μ bis zu mehreren Millimetern mißt. Ja, die Kolonien, welche manche Arten bilden, werden sogar mehrere Zentimeter groß.

Der extrakapsuläre Weichkörper ist für das Leben der Tiere von geringerer Bedeutung als die Zentralkapsel; schält man ihn mit Präparierinstrumenten ab, so vermag ihn die Zentralkapsel zu regenerieren, während er selbst, von der Zentralkapsel und damit vom Zellkern abgetrennt, rasch zugrunde geht.

Die Kapselmembran ist eine organische Bildung, welche wahrscheinlich aus Pseudochitin besteht. In ihrer Nachbarschaft, aber auch im intra- und extrakapsulären Weichkörper finden sich die Skelettbildungen aus anorganischer Substanz, welche die Radiolarien zu den schönsten und zierlichsten Bildungen der organischen Welt machen. Die in der Hauptsache aus Kieselsäure, bei Acanthariern aus schwefelsaurem Strontium bestehenden Skelette setzen sich hauptsächlich aus radiären und konzentrischen Elementen zusammen. Im Zentrum der Zentralkapsel stoßen vielfach nach allen Seiten radiär ausstrahlende Stacheln zusammen; konzentrisch der Kapselmembran finden sich eine oder mehrere zierlich durchbrochene oder aus feinem Gittergerüst bestehende Kugeln. Helm-, käfig-, urnen- und glockenförmige Gerüste prägen nicht selten dem Körper eine radiäre oder bilaterale Symmetrie auf. Stacheln, Nadeln, gegabelte und verzweigte Stäbe, Knopfbildungen, Röhren etc. kombinieren sich in unendlicher Mannigfaltigkeit, um diese Kleinodien des Weltmeers zu schaffen. Die Kieselskelette erweisen sich bei Betrachtung mit gekreuzten Nikols als einfach lichtbrechend.

Mit dem irisierenden Glanz des Kieselskelettes und dem matten Schimmer des Protoplasmas bildet oft eine feine rote, grüne, braune Farbe der Zentralkapsel einen harmonischen Zusammenklang. Dazu kommen noch die Farbenabstufungen, welche durch die mannigfachen weiteren Inhaltskörper der Radiolarienzelle bedingt werden. Als solche sind anzuführen Oelkugeln, welche besonders innerhalb der Zentralkapsel abgelagert werden, Nahrungskörper, Stoffwechselprodukte, Konkretionen und sehr häufig auch die symbiotischen Zooxanthellen (vgl. S. 84).

Die Kerne sind bläschenförmig, oft allerdings auch ziemlich massig gebaut. Sie sind zum Teil sehr groß und zeigen sich dann vielfach aus einem dichten Binnenkörper und einer lockeren peripheren Substanz aufgebaut. Die großen Kerne mancher einkernigen Formen werden von manchen Forschern (vgl. S. 263) als polyenergid auf-

gefaßt und der Gesamtheit der Kerne vielkerniger Zentralkapseln gleichgesetzt.

Die agame Fortpflanzung geht selbst bei ziemlich kompliziert gebauten Radiolarien durch Zweiteilung vor sich; es teilt sich dann zuerst der Kern, dann die Zentralkapsel, dann greifen die Teilungsvorgänge auf die extrakapsulären Weichkörper über, wobei die kom-

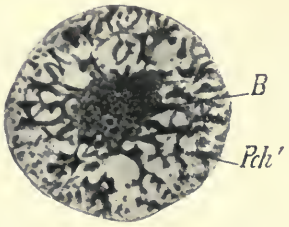
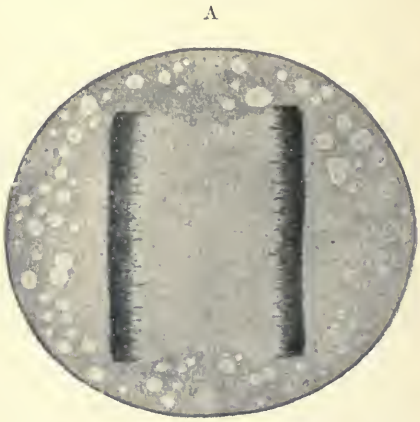



Fig. 761. Kern von Aulacantha scolymantha. *B* binnenkörperartiger Amphinucleolus. *Pch* peripheres Chromatin. (Nach Borgert.)



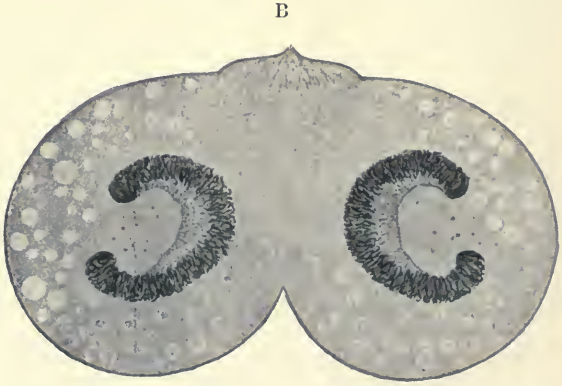




Fig. 762 A u. B. Zentralkapsel des Radiolars Aulacantha scolymantha in Teilung. A in der Mitte der Zentralkapsel die auseinanderweichenden Tochterplatten des sich teilenden Kerns. B Zentralkapsel, in die Länge gestreckt und unten eingeschnürt. Die beiden Kernhälften beginnen die neuen Kerne zu rekonstruieren. (Nach Borgert aus Gurwitsch.)

plizierten Skelettstrukturen verteilt werden, so daß jedes Tochtertier eine Hälfte davon neu bilden muß (z. B. Aulacantha). Bei Formen mit zweiklappigem Skelett, wie den Conchariden, erhält jede Teilhälfte eine Schalenklappe. Bei Arten mit festem einheitlichen Skelettgehäuse kann, wenn eine besondere Mündung vorhanden ist, das eine der Tochtertiere bei der Teilung durch diese Schalenöffnung den Hohlraum des mütterlichen Gehäuses verlassen, und darauf an dessen Oberfläche ein eigenes Skelett abscheiden. Alle diese Vorgänge sind gerade bei den Radiolarien recht wenig studiert, und es ist möglich, daß die kompliziertesten Formen mit festgefügtem Skelett, ähnlich wie die Foraminiferen, nicht imstande sind, eine vollkommene Körperteilung durchzuführen und statt dessen eine größere Anzahl von kleinen Nachkommen erzeugen, welche das tot zurückbleibende Skelett des Muttertieres verlassen. Bei Thalassicollen, Tripyleen etc. ist beob-

achtet worden, daß die gewöhnlichen Zweiteilungen manchmal so schnell aufeinanderfolgen, daß die Zentralkapseln zu 2, 4 oder 8 im gemeinsamen extrakapsulären Weichkörper eine Zeitlang eingeschlossen bleiben. Das stellt einen interessanten Uebergang zu koloniebildenden Formen dar. Als Knospung sind vielleicht gewisse Vermehrungsvorgänge bei Acanthometriden zu deuten, welche sehr an Heliozoenknospung zu erinnern scheinen. Ferner sind von Brandt bei Sphärozoen gewisse Vermehrungserscheinungen an den jugendlichen Zentralkapseln für Knospung gehalten worden.

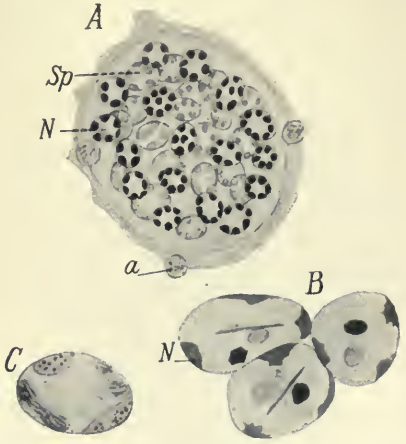



Fig. 763 A—C. A Individuum von Collozoum inerme in Anisosporenbildung. B und C Collosphaera Huxleyi. Beginn der Anisosporenbildung. B Drei Gruppen homogener Kerne, zwei mit je einem Kristall. C Eine Gruppe differenzierter Kerne (Spindelbildung). (Nach Brandt.)

Multiple Vermehrungsvorgänge kommen sicher bei zahlreichen Radiolarien vor. Doch ist es unsicher, ob die bisher bekannte Schwärmer- oder Zoosporenbildung agamen Charakter hat. Da bei manchen Formen große und kleine Schwärmer vorkommen, welche von gesonderten Individuen produziert werden, so liegt die Annahme nahe, daß es sich um Mikro- und Makrogametenbildung handelt.

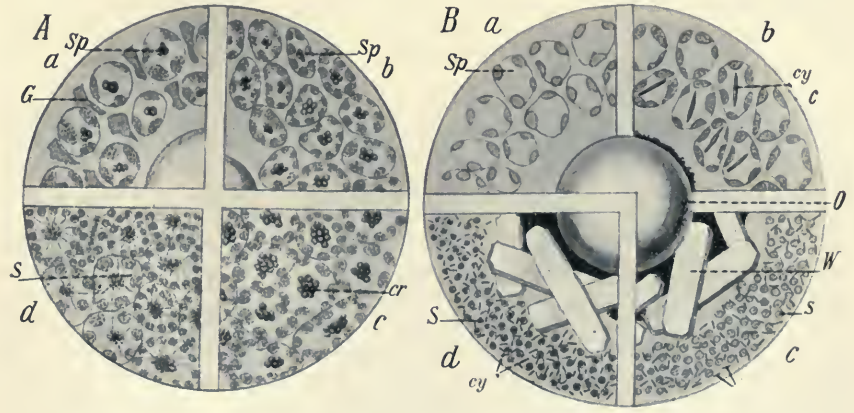



Fig. 764 A u. B. Schemata der Anisosporenbildung bei Radiolarien. A bei Collozoum inerme. *a, b, c* Bildung und Vermehrung der „Gruppen", in denen sich die Kerne vermehren. *d* Zerklüftung des Plasmas der Gruppen zur Anisosporenbildung. Die wenigkernigen Gruppen liefern die Makrogameten, die vielkernigen die Mikrogameten; beide in einem Individuum. B bei Collosphaera Huxleyi. *a, b* frühe Stadien, *c, d* späte Stadien, Auflösung der Kerngruppen, *c* Makrogameten, *d* Mikrogametenbildung. *Sp* Kerngruppen (Sporoblasten, Gametoblasten). *S* Schwärmer, Gamet. *O* Oelkugel. *cr* Fetttröpfchen. *cy* Kristalle. *W* große, wetzsteinförmige Kristalle. Vergr. ca. 400. (Nach Brandt.)

Die multiplen Vermehrungsvorgänge bestehen stets in einer Aufteilung des Inhalts der Zentralkapsel. Diese, welche bei dem jungen

Radiolar einkernig war, wird zunächst vielkernig. Die Teilung der Kerne erfolgt bei manchen Arten sehr langsam; bei solchen Formen findet man in den gleichzeitig gefangenen Individuen sehr schwankende Kernzahlen. Bei anderen Formen drängen sich die Vermehrungsvorgänge auf einen kurzen Zeitraum zusammen, während das Radiolar während des Hauptteils seines Lebens einkernig ist. Von solchen Arten fängt man in der Regel einkernige Individuen und nur selten solche, deren Zentralkapsel von Hunderten kleiner Kerne erfüllt ist.

Die Kernvermehrungsvorgänge in den Zentralkapseln sind erst bei wenig Arten genauer studiert worden. Amitotische Kernteilung unter mannigfachen Modifikationen wird angegeben. Ferner sind Mitosen der ganzen polyenergiden Kerne sowie der aus ihnen hervorgegangenen Sekundärkerne geschildert worden. Und ähnlich wie bei den Foraminiferen werden bei Radiolarien eigenartige Erscheinungen

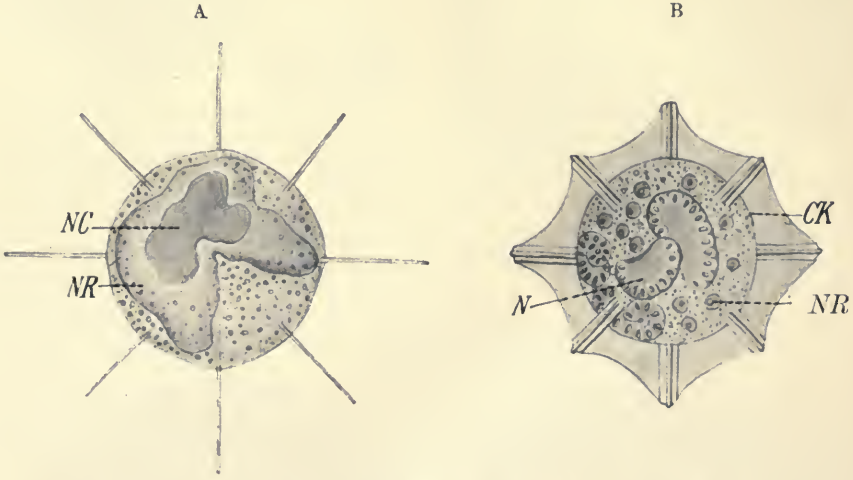



Fig. 765 A u. B. A Acanthochiasma Krohni, Radiolar mit mächtiger Kernrindenschicht (*NR*) und zentraler Kernmasse (Nucleolus, *NC*). B Acanthometra Claparedei. Individuum, bei welchem der Zerfall in zahlreiche kleine Kerne im Gang ist. *N* Kernrest. *NR* Schwärmerkerne. *CK* Zentralkapsel. (Nach R. Hertwig.)

multiplen Zerfalls der Kerne beschrieben. Die Kernmasse löst sich entweder in ihrer Gesamtheit in eine Menge stark färbbarer Brocken auf, welche später bläschenförmig werden und dann noch mitotische Teilungen durchmachen (Fig. 763) oder — bei Kernen mit mächtigem zentralen Binnenkörper und stark entwickelter „Rindenschicht“ — wandelt sich letztere in zahllose kleine Kerne um (Fig. 765 A u. B).

Nach Borgert erfolgt bei Tripyleen, speziell bei Aulacantha, die Gametenbildung folgendermaßen. Der große Kern der einzelligen Zentralkapsel läßt aus seiner Substanz kleine Chromatinbläschen hervorgehen, welche sich in Kerne umwandeln, deren jeder einen chromosomenähnlichen Strang enthält. Die so entstandenen Sekundärkerne vermehren sich durch mitotische Teilung.

Ihre Bildung schreitet so lange fort, bis der ganze große Primärkern, ohne Spuren zu hinterlassen, aufgebraucht ist. Dann löst sich auch die Zentralkapselmembran und das Phaeodium schwindet. Die Plasmamasse zerklüftet sich in kugelige Ballen, welche

von zahllosen Kernen erfüllt sind, die sich je nach den Individuen, welche sie enthalten, etwas unterscheiden. Die einen sind kleiner, sind von wenig Plasma umschlossen und enthalten im Innern Kristalloide; die anderen sind etwas größer, von mehr Plasma umschlossen und ent-

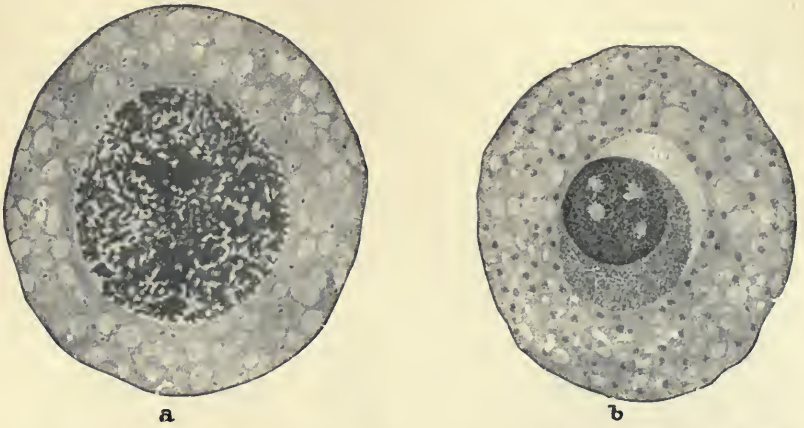



Fig. 766 a u. b. Aulacantha polymorpha (Haeck.). Umwandlung eines polyenergiden Kerns in der Zentralkapsel, a (Beginn des Prozesses) in zahlreiche kleine monoenergide Kerne, welche aus dem schrumpfenden Kern in die Zentralkapsel b austreten. Die monoenergiden kleinen Kerne liefern die Gametenkerne. (Nach Borgert aus Hartmann.)

behren der Kristalloide. Erstere werden als Mikrogameten-, letztere als Makrogametenkerne gedeutet. Die Umbildung der Gametenanlagen zu wohl geißeltragenden Schwärmern, wie sie unten für Sphaerozoiden, Colliden und Acanthometriden beschrieben sind, wurde nicht beobachtet, ebensowenig Kopulation.

Bei dem großen, mit einem riesigen Kern versehenen Radiolar, Thalassicolla, geht die Bildung der Sekundärkerne in einer prinzipiell ähnlichen Weise vor sich. Doch ist trotz der Untersuchungen von Brandt, Hartmann und Hammer, Moroff und Huth die Fortpflanzung bei dieser Form noch nicht vollkommen geklärt. Nach dem letzteren Beobachter entstehen aus den Chromatinbestandteilen des polyenergiden Kerns die Sekundärkerne, welche in eigenartigen Schläuchen aus dem Kern auswandern. Dabei lassen sich Verschiedenheiten aufweisen, welche auf eine multiple agame Vermehrung einerseits und Gametenbildung andererseits hindeuten.

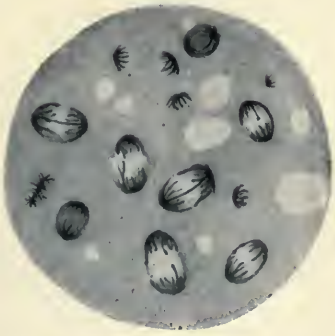


Fig. 767. Teil einer Zentralkapsel von Aulacantha scolymantha (Haeck.) mit zahlreichen Kernteilungsspindeln. Vergr. 1000. (Nach Borgert.)

Auch nach der neuen ausführlichen Arbeit von Huth kann man sich noch kein klares Bild der Vorgänge machen. Der Mangel an Beobachtungen von lebendem Material läßt die Schlüsse des Autors

auf die Natur der Bestandteile der untersuchten, offenbar nicht gut konservierten Radiolarien durchaus willkürlich erscheinen.

Es sind weitere Untersuchungen zur Klärung der offenbar sehr komplizierten und schwer zu untersuchenden Fortpflanzungsverhältnisse der Radiolarien abzuwarten.

Die Bildung der Schwärmsporen selbst wurde bei einigen Formen studiert.

Nach Häcker kommt bei gewissen Orosphäriden (Oroscena regalis) eine eigenartige Form der Kernvermehrung vor, indem der

Fig. 768.

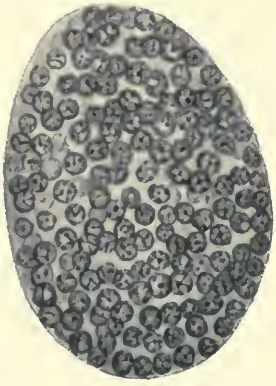


Fig. 769.

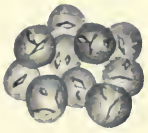


Fig. 770.

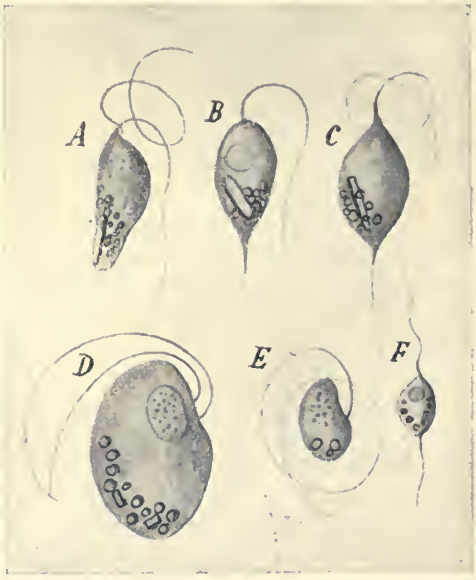



Fig. 768. Aulacantha scolymantha (Haeck.). Stück einer in Schwärmerbildung begriffenen Zentralkapsel mit vielen Kernen. Vergr. 1000. (Nach Borgert.)

Fig. 769. Aulacantha scolymantha (Haeck.). Einzelne mit Kristallkörnern erfüllte Kristallschwärmer. Vergr. 1000. (Nach Borgert.)

Fig. 770 A—F. Schwärmer von Radiolarien. A Isospore von Collozoum fulvum Brandt. B Isospore (?) von Myxosphaera coerulea Haeckel. C Isospore (?) von Siphonosphaera tenera Brandt, hinten ein fadenförmiger, unbeweglicher Fortsatz. D und E Collozoum inerme Müll., D reife Makrospore, E reife Mikrospore. F Schwärmer von Xiphacantha alata (Acanthometride), mit 3 Geißeln. Vergrößerung bei allen Figuren $^{2000}/_{1}$. (Nach Brandt aus Lang.)

sehr große (in der Zentralkapsel in der Einzahl vorhandene Kern) sich zunächst in zwei Kerne teilt, von denen der eine als Dauerkern, der andere als Geschlechtskern bezeichnet wird. Der letztere zerfällt in sehr zahlreiche kleine Kerne, welche zu den Kernen der Sporenmutterzellen werden. Der Dauerkern kann aber nach der Annahme Häckers noch mehrmals einen Geschlechtskern durch Teilung aus sich hervorgehen lassen und dadurch dem kompliziert gebauten Radiolar ermöglichen, mehrmals Bruten von Schwärmern zu „gebären".

Bei den genauer untersuchten Formen (hauptsächlich Thalassicolla und Sphärozoiden) sondert sich in einer vielkernigen Zentralkapsel

um jeden Kern eine Portion Protoplasma; dieselbe nimmt eine ovale oder nierenförmige Gestalt an und schwärmt aus, nachdem eine oder zwei Geißeln hervorgesproßt sind. Schon vor dem Moment des Ausschwärmens beginnt das von dem Zentralkapselinhalt getrennte extrakapsuläre Plasma abzusterben.

Die Radiolarienkörper, welche keine ausgleichenden Reaktionen mehr ausführen können, sinken langsam unter; so kommt es, daß die Schwärmer meist erst in größeren Tiefen ausschwärmen.

Wie schon erwähnt, kommen verschiedene Typen von Schwärmern bei den Radiolarien vor. Der eine Typus wird als Isosporen bezeichnet (Fig. 770 A—C). Bei ihrer Bildung spielen häufig kleine Kristalloide einer eiweißartigen organischen Substanz eine wichtige Rolle, weshalb sie auch als Kristallschwärmer bezeichnet werden (Fig. 769). Die in großer Menge auftretenden winzigen Kristalloide werden je eines in einen der entstehenden Schwärmer aufgenommen, dessen Körper sie oft durch ihre Größe deformieren. Durch sie, welche als von der Isospore mitgenommene Reservesubstanzen gedeutet werden, und durch die massigen und angeblich doppelt lichtbrechenden Kerne werden die Isosporen charakterisiert.

Die Isosporen werden als agame Fortpflanzungsstadien gedeutet, da bei den gleichen Radiolarienarten zum Teil auch die sog. Anisosporen beobachtet worden sind. Es sind dies ebenfalls geißeltragende Schwärmer, welche gleichzeitig in einer größeren und einer kleineren Form vorkommen. Daher hat man sie als Mikro- und Makrogameten gedeutet. Sie sind ferner durch den Besitz bläschenförmiger, einfach lichtbrechender Kerne, welche bei den Makrosporen chromatinarm und bei den Mikrosporen chromatinreich sind, und durch die Abwesenheit der Kristalloide charakterisiert. Bei Iso- und Anisosporen sind Oeltropfen konstatiert worden. Dagegen fehlen bei der Isosporenbildung eigenartige Fettansammlungen, die Fettträubchen, um welche sich bei der Anisosporenbildung die Kerne in radiärer Anordnung gruppieren (vgl. Fig. 764 A).

Ebensowenig wie die agame Entwicklung der Isosporen zu jungen Radiolarien ist die Kopulation der Anisosporen beobachtet worden. Beides ist also nur eine, allerdings nicht unwahrscheinliche, Hypothese. Das gleiche gilt für den vermuteten Generationswechsel zwischen den Isosporen und den Anisosporen erzeugenden Individuen.

Bei den meisten untersuchten Formen (Collozoum, Sphaerozoum, Thalassicolla) werden Mikro- und Makrosporen vom gleichen Individuum erzeugt, was ja gegen die Deutung als Gameten sprechen könnte. Bei Collosphäriden entstehen sie jedoch in verschiedenen Individuen. Die Schwärmerbildung setzt das Vorhandensein einer komplizierten Entwicklungsgeschichte voraus, welche von der einfachen Zygote zu dem komplizierten erwachsenen Radiolar führt. Man hat in skelettlosen kleinen Formen, oder solchen, welche sich mit Fremdkörpern inkrustieren, wie den Phäodiniden und Cämentelliden, solche Jugendstadien erblicken wollen. Doch ist eine solche Deutung sehr unsicher, in einzelnen Fällen sogar nach neueren Forschungen ausgeschlossen und daher die Entwicklungsgeschichte der Radiolarien noch ganz unklar.

Die Ernährung der Radiolarien ist holozoisch; man findet in ihrem Körper vielfach die aufgenommenen Körper von Flagellaten, Diatomeen etc., welche mit Hilfe der oft weit ausgestreckten, feine

Netze bildenden Rhizopodien eingefangen wurden. Bei den Oberflächenformen mögen die symbiotischen Zooxanthellen eine nicht unwesentliche Rolle spielen. Parasitische Radiolarien sind nicht bekannt. Kontraktile Vakuolen kommen bei Radiolarien nicht vor.

Im Gegensatz zu den Foraminiferen sind die Radiolarien fast ausschließlich pelagische Tiere. Und zwar kommen sie nur im Meer und da von der Oberfläche bis zu großen Tiefen vor. Ja man hat sogar, da manche Formen ganz regelmäßig nur in gewissen Tiefen gefunden werden, die einzelnen Schichten des Meerwassers durch Benennung nach den vorkommenden Radiolarien zu kennzeichnen gesucht: Collidenschicht 0—50 m, Challengeridenschicht 50 bis ca. 400 m, Tuscarorenschicht 400—1000 oder 1500 m, Pharyngellenschicht 1000 oder 1500—4000 oder 5000 m (nach Häcker).

Die Gallerte, welche in manchen Fällen spezifisch leichter ist als das Seewasser, die Fette und Oeltropfen, die ausgestreckten Pseudopodien und die den Formwiderstand erheblich steigernden zarten Skelette erleichtern den Radiolarien sehr das Schweben im Wasser. Sie vermögen durch hydrostatische Bewegungen auf und ab zu steigen und dadurch günstige Lebensbedingungen aufzusuchen und ungünstige zu vermeiden. So steigen Oberflächenformen bei Regen abwärts usw.; die hydrostatischen Bewegungen werden durch Formänderung, Volumänderung usw. bewirkt.

Auch in der horizontalen Verbreitung der Radiolarien lassen sich gewisse Gesetzmäßigkeiten erkennen, indem Warmwasserformen und Kaltwasserformen sich unterscheiden lassen; auch sind bestimmte Arten Angehörige des Hochsee- resp. Küstenplanktons.

Im Anschluß an Haeckel und R. Hertwig teilen wir die zahllosen, unendlich formmannigfaltigen Radiolarien in die vier Unterordnungen:

| | | |
|---|---|---|
| 1. Unterordnung: | Spumellaria | Porulosa |
| 2. „ | : Acantharia | |
| 3. „ | : Nassellaria | Osculosa |
| 4. „ | : Phaeodaria | |

Die entscheidenden Merkmale für die Systematik werden geliefert durch die Beschaffenheit des Skelettes, die Art der Durchbohrung der Wand der Zentralkapsel und den gesamten Habitus der Formen.

Die beiden Unterordnungen der Spumellaria und Acantharia werden auch infolge der allseitigen Durchbrechung ihrer Zentralkapselwand durch zahlreiche Poren als Porulosa, die Nassellarien und Phäodarien infolge des Besitzes von einer bis höchstens 3 Oeffnungen (Oscula) in der nicht porösen Zentralkapselwand als Osculosa zusammengefaßt.

## 1. Unterordnung.

## Spumellaria Haeckel.

Die Spumellarien (auch Peripyleen genannt) sind durch eine kugelige Zentralkapsel ausgezeichnet, deren Wand von zahlreichen feinen Poren durchsetzt ist. Der zentral in der Kapsel gelegene Kern ist meist groß und teilt sich erst spät. Ein Skelett fehlt oft; wenn es vorhanden ist, so ist es kieselig und relativ einfach gebaut, indem es meist aus einer, außerhalb des extrakapsulären Weichkörpers ab-

gelagerten Schicht lockerer Skelettelemente oder einer an der gleichen Stelle befindlichen Gitterschale besteht. Es kommen auch Stachelbildungen etc. vor, auch zu Scheiben abgeplattete Skelette.

Bei den Spumellarien ist auch Koloniebildung verbreitet, indem bei manchen Formen die Zentralkapseln sich nach der Teilung nicht trennen, sondern in einen gemeinsamen extrakapsulären Weichkörper eingebettet bleiben.

Wir teilen die Spumellaria in die 3 Legionen der
Sphaerellaria Haeckel,
Polycyttaria Haeckel,
Collodaria Haeckel em. Brandt und Häcker.

### 1. Legion.

### **Sphaerellaria** Haeckel.

Diese durch ihre allseitig poröse Zentralkapsel, durch das Einzelleben der ziemlich kleinen Individuen und den Besitz einer vollkommenen Gitterschale oder eines aus verzweigten und verflochtenen Einzelelementen bestehenden Kieselskelettes gekennzeichnete formenreiche Gruppe teilen wir in 4 Familien von folgenden Charakteren:

1. Familie: Sphaeroidae Haeckel.

Skelett eine Gitterkugel; letztere kann mit mannigfachen Stachelbildungen versehen sein. Auch kommen Formen mit mehreren konzentrischen Gitterkugeln vor. (Cenosphaera Ehrenberg, Staurosphaera Haeckel, Acanthosphaera Ehrenberg.)

2. Familie: Prunoidae Haeckel.

Bei diesen Formen ist die Grundform des Tieres, seiner Zentralkapsel und Gitterschalen, welche in der Struktur den Angehörigen der vorigen Familie gleichen, ellipsoidisch, wobei die senkrechte Hauptachse des Tieres verlängert ist (Druppula Haeckel).

3. Familie: Discoidae Haeckel.

Die Formen dieser Gruppe sind in der horizontalen Achse abgeplattet, sonst denen der vorigen Familie gleichend. Linsenförmige Arten, doch auch Formen mit eigenartigen Fortsätzen. (Archidiscus Haeckel, Euchitonia Haeckel, Chitonastrum Haeckel.)

4. Familie: Larcoidae Haeckel.

Die Larcoiden gleichen den Prunoiden darin, daß ihre senkrechte Achse länger ist als die horizontale; doch ist bei ihnen eine „dorsoventrale“ Abplattung erkennbar (Cenolarcus Haeckel).

### 2. Legion.

### **Polycyttaria** Haeckel.

Bei diesen Formen, welche im erwachsenen Zustand mehrere Zentimeter große Kolonien von Kugel-, Ellipsoid- oder Bandform bilden, sind die allseitig porösen Zentralkapseln in die gemeinsame extrakapsuläre Gallerte eingebettet, welche von dem kontinuierlich durch Anastomosen zusammenhängenden extrakapsulären Protoplasma der sämtlichen Zentralkapseln durchzogen ist.

Die Zentralkapseln sind vielkernig, die Kerne sind in einer Lage angeordnet, welche die in der Regel das Zentrum einnehmende große farbige Oelkugel umgibt. Das Wachstum der Kolonien findet durch plasmotomische Teilung oder Knospung der Zentralkapseln statt. Nicht selten zerfallen die Kolonien durch Zerschnürung in mehrere Tochterkolonien. Bei den Polycyttarien sind hauptsächlich die oben geschilderten Schwärmer und ihre Entstehung beobachtet worden. Zooxanthellen kommen sehr vielfach vor.

Wir teilen die Polycyttarien in 2 Familien:

1. Familie: Sphaerozoidae Haeckel.

Formen ohne Kieselgebilde oder solche, deren Skelett aus losen Stacheln besteht, welche tangential um die Zentralkapseln angeordnet

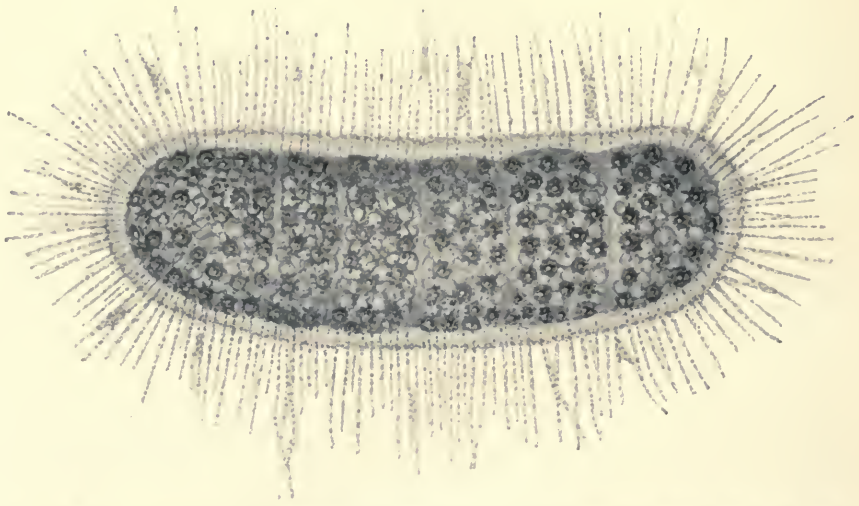


Fig. 771. Collozoum inerme. Kleine Kolonie; die dunkeln Kugeln sind die Zentralkapseln mit ihrem zentralen Oeltropfen. (Original.)

sind, deren kugelige oder bandförmige, oft vielfach eingeschnürte Kolonien 4—6 cm groß werden (Collozoum inerme, Fig. 771, Sphaerozoum punctatum).

2. Familie: Collosphaeridae Joh. Müller.

Formen, deren Zentralkapseln je von einer Gitterkugel umhüllt sind (Collosphaera Joh. Müller).

## 3. Legion.

## **Collodaria** Haeckel em. Brandt und Häcker.

Diese Legion ist aus zum Teil sehr stattlichen einzellebenden, meist kugeligen Radiolarien zusammengesetzt, bei denen ein Kieselskelett entweder vollkommen fehlt oder, wenn vorhanden, einen relativ einfachen Bau besitzt. Die Collodarier besitzen meist eine sehr reichlich entwickelte extrakapsuläre Gallerte. Ihre Zentralkapsel ist einkernig; der Kern oft durch Ausbildung von Binnenkörper und Rinden-

schicht mit fädigen Strukturen kompliziert gebaut, in anderen Fällen bläschenförmig mit mehreren Binnenkörpern.

Die Collodarier, über deren Fortpflanzungserscheinungen manches bekannt ist (s. oben), leben meist in den oberflächlichen Schichten des Meeres (0—100 m).

Die Collodarier werden eingeteilt, wie folgt:

1. Familie: Physematidae Brandt.

Formen mit kugeligem Kern und mit intrakapsulären Vakuolen. Zentralkapselmembran sehr dünn. Nadeln vorhanden oder fehlend. (Physematium Haeckel, Thalassolampe Haeckel.)

2. Familie: Thalassicollidae Haeckel em. Brandt.

Formen mit kugeligem Kern und mit extrakapsulären Vakuolen. Zentralkapselmembran derb. Nadeln vorhanden oder fehlend. (Thalassicolla pelagica Haeckel, Fig. 772, T. nucleata G. M., Fig. 760, S. 758.)

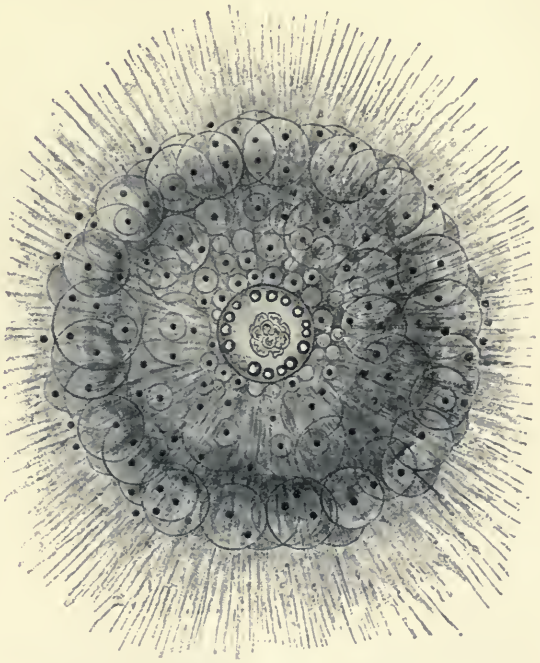


Fig. 772. Thalassicolla pelagica Haeckel. Vergr. 25. (Nach R. Hertwig.)

3. Familie: Thalassophysidae Brandt.

Kern meist mit radialen Aussackungen, Kernsubstanz in Binnenkörper und Außenmasse gesondert. (Thalassophysa Haeckel.)

4. Familie: Thalassothamnidae Häcker.

Große Formen mit einer einzigen verzweigten Riesendoppelnadel mit kugeliger oder baumartig verzweigter Zentralkapsel. (Thallassothamnus Häcker, Cytocladus Schröder.)

5. Familie: Orosphaeridae Haeckel.

Formen mit derber Gitterschale, auf welcher sich bedornte und verzweigte Radialstacheln erheben, meist kuppel- oder glockenförmig. Sehr große Formen (bis 4—4,5 mm). (Oroscena Haeckel, O. regalis Borgert, Fig. 773.)

## 2. Unterordnung.

## **Acantharia** Haeckel.

Die oft unregelmäßig gestaltete Zentralkapsel dieser auch als Actipylea bezeichneten Formen ist allseitig von Poren durchbohrt, welche eine regelmäßige Anordnung in Reihen und Feldern erkennen lassen. In ihr liegt der Kern meist exzentrisch; infolge frühzeitiger Teilung sind vielfach mehrere Kerne vorhanden.

Das Skelett besteht in der Hauptsache aus radiären Elementen; es sind dies im Mittelpunkt der Zentralkapseln zusammenstoßende

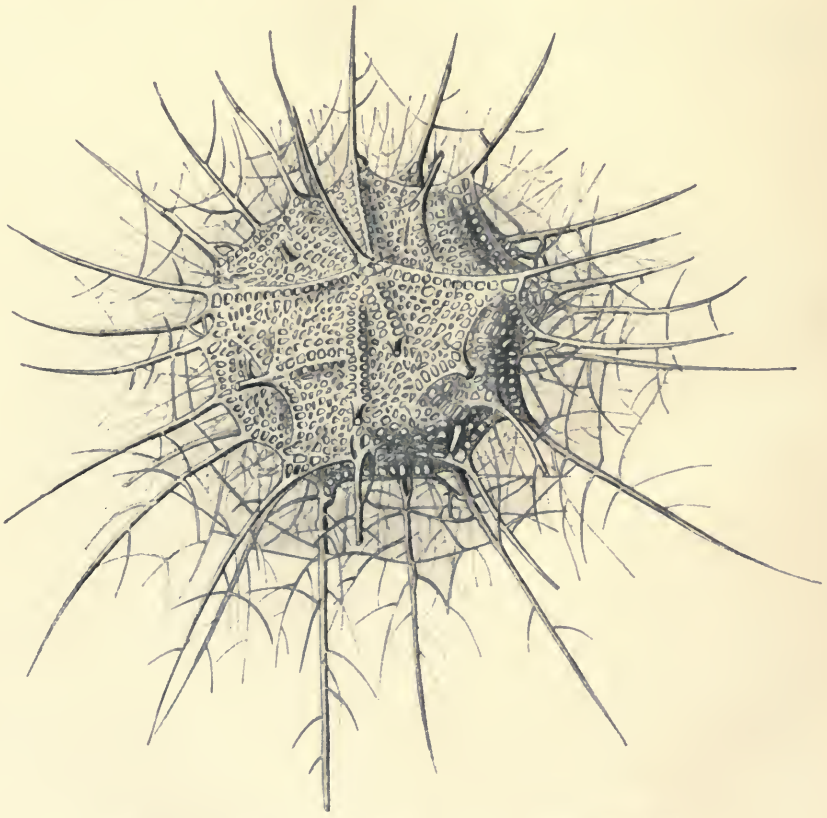


Fig. 773. Oroscena regalis Borgert var. oroplegmoides Häcker.

Stacheln, welche meist eine sehr regelmäßige Anordnung erkennen lassen. Die regelmäßige Anordnung der Stacheln ist durch das sogenannte Müllersche Gesetz ausgedrückt, welches durch folgende Ausführungen veranschaulicht wird: Wenn man den Acantharienkörper mit der Erdkugel vergleicht und auf seiner Oberfläche sich Kreise gezogen denkt, welche dem Aequator, den Wende- und Polarkreisen entsprechen, so erhält man die 5 parallelen Kreise, in denen die aus dem Mittelpunkt entspringenden Stacheln an der Oberfläche des Tieres hervortreten. Und zwar ergeben sich damit 5 Kreise zu je 4 Stacheln = 20 Stacheln. Die Stacheln des Aequator und der

Polarkreise stehen nun in regelmäßigem Abstand zueinander so angeordnet, daß sie ihre Parallelkreise in dem Punkt durchbrechen, in welchem diese von Meridianen geschnitten werden, welche um 90° voneinander abstehen. Wenn man einen davon also als 0° bezeichnet, so entsprechen sie je 0°, 90°, 180°, 270°. Die Stacheln der Wendekreise jedoch treten an Punkten hervor, an denen ihre Parallelkreise von den genau in der Mitte zwischen den oben genannten liegenden Meridianen geschnitten werden. Also bei 45°, 135°, 225° und 315°. Bei der Projektion der Radien auf die Ebene des Aequators erscheint diese also in 8 Sektoren von je 45° geteilt. Die im polarisierten Licht doppelt lichtbrechenden Skelette bestehen nicht, wie man früher annahm, aus einer organischen Substanz (Acanthin), sondern, wie neuere Untersuchungen von Bütschli ergaben, aus schwefelsaurem Strontium.

Die Stacheln sind von Gallertscheiden umgeben, welche von kleinen Muskelfäserchen, den Myophrisken (vgl. Fig. 774), bewegt werden. Durch ihre Kontraktion wird die für hydrostatische Bewegung so wichtige Form- und Volumänderung der Tiere herbeigeführt (vgl. S. 766).

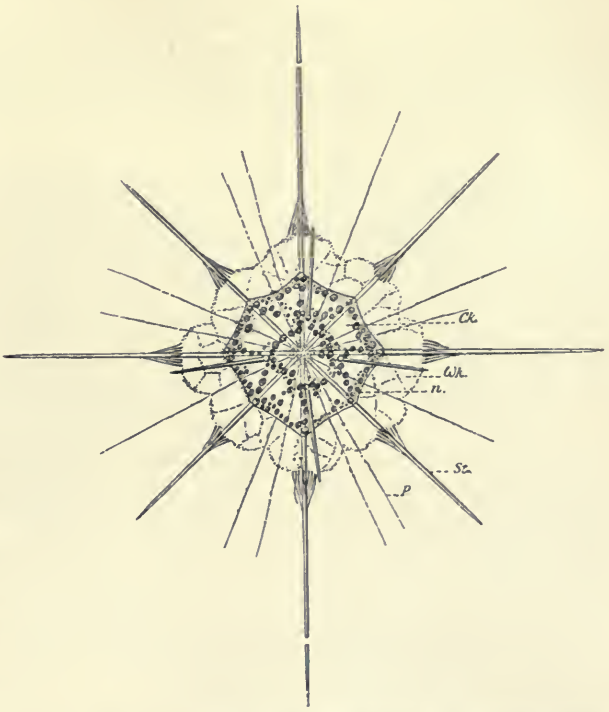



Fig. 774. Acanthometra elastica. *Ck* Zentralkapsel. *Wk* extrakapsuläre Weichkörper. *n* Kern. *St* Stacheln. *P* Pseudopodien. (Nach R. Hertwig.)

Bei manchen Formen sind die Stacheln untereinander durch Gitterkugeln, welche aus je 20 Platten bestehen, verbunden. Die Platten werden als Auswüchse je eines der Stacheln betrachtet. Es werden zu dieser Unterordnung auch Formen mit unregelmäßiger angeordneten, in verschiedenen Zahlenverhältnissen vorhandenen Stacheln gerechnet.

Bei den Acanthariern kommen außer den gewöhnlichen Rhizopodien auch stärkere Axopodien vor. Bemerkenswert ist auch, daß bei ihnen die Zooxanthellen innerhalb der Kapselmembran sich befinden, ferner daß sie im Gegensatz zu denjenigen anderer Radiolarien keine derbe Membran besitzen.

Letztere Tatsachen geben Anlaß, eine neue Interpretation des Baues der Acanthometriden zu erwähnen, welche von Moroff und

Stiasny auf Grund ihrer Untersuchungen versucht worden ist. Diese Autoren glauben durch eine zusammenhängende Entwicklungsreihe nachgewiesen zu haben, daß die „gelben Zellen" keine dem Organismus des Radiolars fremden Gebilde sind, sondern Kerne (trophische Kerne der einzelnen Individuen). Die Acanthometriden sind nach ihrer Auffassung keine einzelnen Individuen, sondern Kolonien von Tieren. Diese Angaben bedürfen noch sehr der Bestätigung.

Sehr viele Acantharien sind Oberflächenformen. Wir teilen sie in 4 Familien:

1. Familie: Acantharidae Haeckel.

Formen mit 20 nach dem Müllerschen Gesetz angeordneten Stacheln, welche meist annähernd gleich lang sind (Acanthometra elastica Joh. Müller, Fig. 774; Zygacanthidium pallidum, Fig. 290 D, S. 309).

2. Familie: Sphaerophractidae Haeckel.

Formen mit ebenfalls 20 nach dem Müllerschen Gesetz angeordneten, etwa gleich langen Stacheln, welche an einer oder mehreren Stellen ihres Verlaufes in gleichmäßigem Abstand vom Zentrum verästelte Fortsätze besitzen. Indem letztere miteinander verschmelzen, entstehen eine oder mehrere konzentrische Gitterkugeln, deren jede aus 20 Elementen zusammengesetzt ist. Sphaerocapsa Haeckel, Phractaspis Haeckel).

3. Familie: Prunophractidae Haeckel.

Aehnlich gebaute Formen, welche sich aber dadurch unterscheiden, daß die Hauptachsen nicht gleich lang sind, sondern verschieden lang, was sich an Zentralkapsel, Gitterkugeln und Stacheln bemerkbar macht (Thoracaspis Haeckel, Diplocolpus cristatus Haeckel, Fig. 290 G, S. 309).

4. Familie: Actinelidae Haeckel.

Die unregelmäßig gestellten Stacheln kommen in unregelmäßigen, oft sehr großen Zahlen vor (Actinelius Haeckel, Podactinelius Schröder, Litholophus Haeckel).

### 3. Unterordnung.

### **Nassellaria** Ehrenberg em. Haeckel.

Die Formen dieser Gruppe werden auch Monopyleen genannt, weil ihre dichtwandige Zentralkapsel an der Basis der Hauptachse eine einzige Hauptöffnung besitzt; Nebenöffnungen kommen nicht vor. Diese Hauptöffnung ist durch einen porösen Deckel verschlossen, oder vielmehr, es entspricht ihr ein Feld von feinen Poren, dessen Wand in Form eines Kegels stark verdickt ist. Die Zentralkapsel besitzt oft eine bizarre, radiäre oder bilateral-symmetrische Gestalt. Der oft sehr lange, in der Einzahl persistierende Kern liegt exzentrisch. Die Pseudopodien entspringen in der Mehrzahl unterhalb der Hauptöffnung.

Das stets kieselige Skelett besteht aus soliden (nicht hohlen) Elementen; es kann aus drei Stücken bestehen, welche als Dreifuß (Basalstacheln), Capitulum (Köpfchen, Gitterkugel) und Ring be-

zeichnet werden. Sie können getrennt oder gemeinsam vorkommen und können durch Anhänge, Stacheln, Verzweigungen und allerhand Zierrat eine schier unendliche Fülle von Kombinationen erreichen, welche bei fossilen und rezenten Nassellarien einen unerschöpflichen Formenreichtum bedingen.

1. Familie: Nassoidae Haeckel.

Formen ohne Skelett.

2. Familie: Plectoidae Haeckel.

Formen ohne Capitulum und Ring, jedoch mit oft verzweigtem Dreifuß.

Fig. 775.

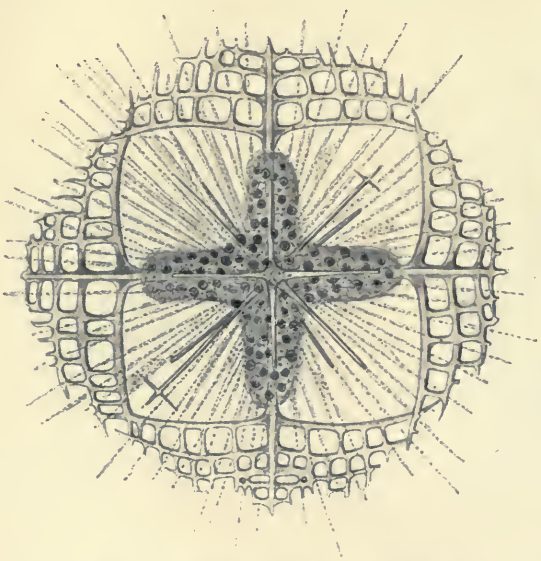


Fig. 776.

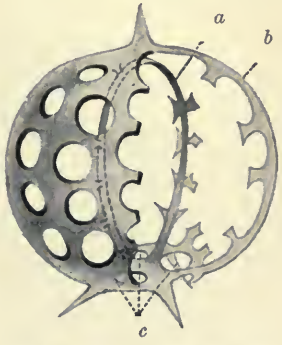



Fig. 775. Lithoptera elegans Haeckel. (Original.)

Fig. 776. Schema zur Erläuterung des Skelettes der Nassellaria. *a* der primäre Skelettring um die Zentralkapsel, *b* der hierauf senkrechte sekundäre Ring. In der rechten Hälfte des Schemas ist das Skelett so gezeichnet, wie es sich bei den primitiven Formen erhält, wo es nur aus den beiden Ringen besteht. Aus der Bestachelung der Ringe geht bei den komplizierteren Formen die Gitterwand des Capitulum hervor, wie es auf der linken Hälfte gezeichnet ist. *c* die drei charakteristischen Basallöcher, mit den Basalstacheln; aus den Basallöchern wächst bei den mehrgliedrigen Formen die Zentralkapsel hervor. An die Basis des Capitulum setzen sich dann die Glieder an. (Nach Bütschli.)

3. Familie: Stephoidae Haeckel.

Ohne Capitulum, meist ohne Dreifuß, jedoch stets mit einfachem oder mehrfachem Ring.

4. Familie: Cyrtoidae Haeckel.

Mit wohlausgebildetem Capitulum, welches mit dem Dreifuß verwachsen ist, ohne Ring. Vielfach käfigartige Formen.

5. Familie: Spyroidae Ehrenberg.

Mit wohlausgebildetem Capitulum und Dreifuß, Capitulum durch eine sagittale Einschnürung in zwei Hälften geteilt.

6. Familie: Botryoidae Haeckel.

Aehnlich, jedoch mit drei oder mehr vertikalen Einschnürungen des Capitulums, ohne Fuß und mit mantelartiger Verlängerung des Capitulums.

Von den interessanten Formen dieser Unterordnung seien folgende erwähnt:

Aus der Familie der Cyrtoidae schweben zahlreiche Formen in den verschiedenen Wasserschichten des Ozeans der Gegenwart, deren Skelett die zierlichsten Käfige, Helme, Glocken etc. in der Form nachzuahmen scheint. Und die Mehrzahl der bekannten fossilen Radiolarienarten gehören zu dieser Familie. Wohl 1200 Arten sind bisher beschrieben worden, deren Unterscheidung hauptsächlich auf Vergrößerung und Abänderung des Capitulums durch akzessorische Bildungen beruht. Die Gattungen Eucyrtidium Haeckel, Stichophormis Haeckel, Theopera Haeckel, Theophormis Haeckel gehören zu den reizvollsten Vertretern der Gruppe.

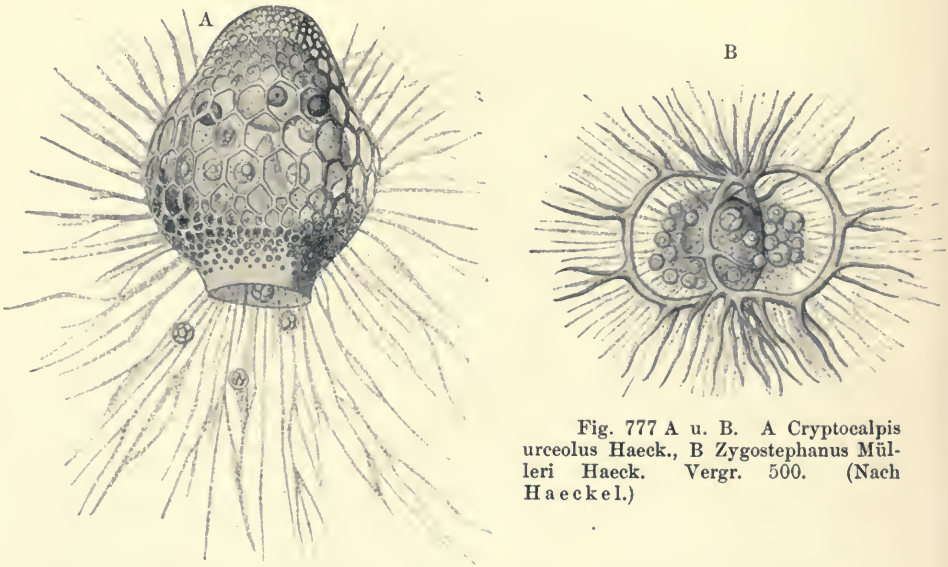



Fig. 777 A u. B. A Cryptocalpis urceolus Haeck., B Zygostephanus Mülleri Haeck. Vergr. 500. (Nach Haeckel.)

In der Familie der Stephoidae ist der sagittal angebrachte „Ring“ das auffallendste Skelettelement, welches bei den Gattungen Cortiniscus Haeckel, Zygostephanus Haeckel (Fig. 777 B), Protympanium Haeckel u. a. zu sehr auffallenden Bildungen führt.

## 4. Unterordnung.

## **Tripylea** R. Hertwig.

Die Gattungen dieser Unterordnung besitzen ebenfalls eine an der Basis der Hauptachse gelegene Hauptöffnung, welche durch einen radiär gestreiften Deckel bedeckt wird; in dessen Zentrum befindet sich die oft röhrenartig ausgezogene, von einem extrakapsulär gelegenen dunkeln Ballen von Sekrettropfen und Pigment (Phaeodium) umgebene Oeffnung. Meist der Hauptöffnung (Astropyle) gegenüber finden sich noch zwei Nebenöffnungen (Parapylen).

Das kieselige Skelett dieser Arten besteht aus vielfach hohlen Einzelstücken, doch kommen auch solide Skelettelemente vor.

Durch Vermehrung der Zentralkapseln kann eine eigenartige Form der Koloniebildung zustande kommen.

Die Unterordnung der Tripyleen zerfällt nach Häcker in 6 Gruppen von Familien, welche wir hier als Legionen bezeichnen.

**System der Tripyleen nach Häcker.**

1. Legion.

**Phaeocystina** Haeckel.

Formen ohne Skelett, oder mit einem solchen, welches aus zahlreichen hohlen Radialstacheln besteht, die mit ihren proximalen Enden entweder frei im Weichkörper stecken oder zentral zu einem Stern verbunden sind.

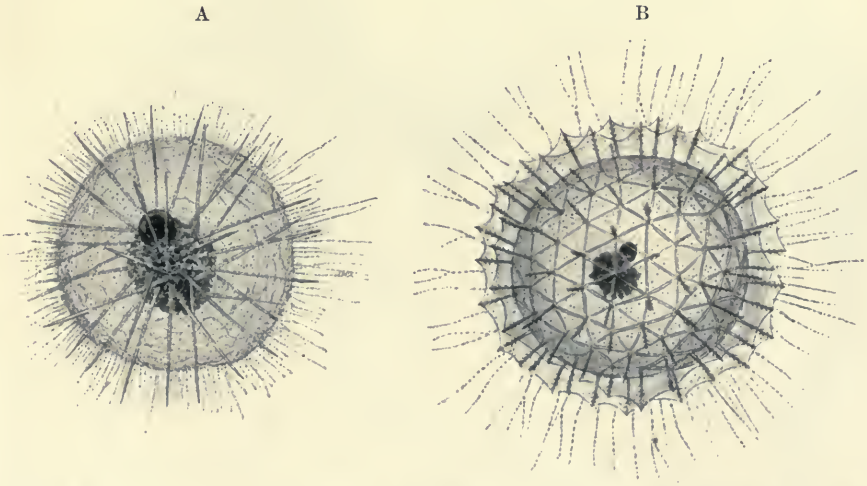



Fig. 778 A u. B. A Aulacantha scolymantha. (Original.) B Aulosphaera. (Nach Häcker.)

1. Familie: Aulacanthidae Haeckel.

Skelett aus hohlen Radialstacheln und einem Mantel von feinen Tangentialröhren bestehend. Aulacantha Haeckel (Aulacantha scolymantha Haeckel, Fig. 778 A).

2. Familie: Astracanthidae Häcker.

Dicystine (d. h. mit zwei Zentralkapseln ausgestattete) Formen mit radiär angeordneten, hohlen, am distalen Ende mit verschiedenartigen Endbildungen ausgestatteten Radialstacheln, deren innere Enden an der Oberfläche einer zentralen Hohlkugel zusammenstoßen.

2. Legion.

**Phaeosphaeria** Haeckel.

Skelett aus einer oder zwei konzentrischen Schalen bestehend. Pylomöffnung, wenn vorhanden, auf die innere Schale beschränkt.

3. Familie: Aulosphaeridae Haeckel.

Einfache Gitterschale, aus hohlen, von einem Achsenfaden durchsetzten Tangentialbalken bestehend. Keine Pylomöffnung.

4. Familie: Cannosphaeridae Haeckel.

Zwei konzentrische, durch Radialbalken verbundene Schalen. Innere Schale mit Pylomöffnung.

5. Familie: Sagosphaeridae Haeckel.

Eine oder zwei konzentrische Schalen, deren Maschenwerk aus dünnen, biegsamen, soliden Balken besteht. Keine Pylomöffnung.

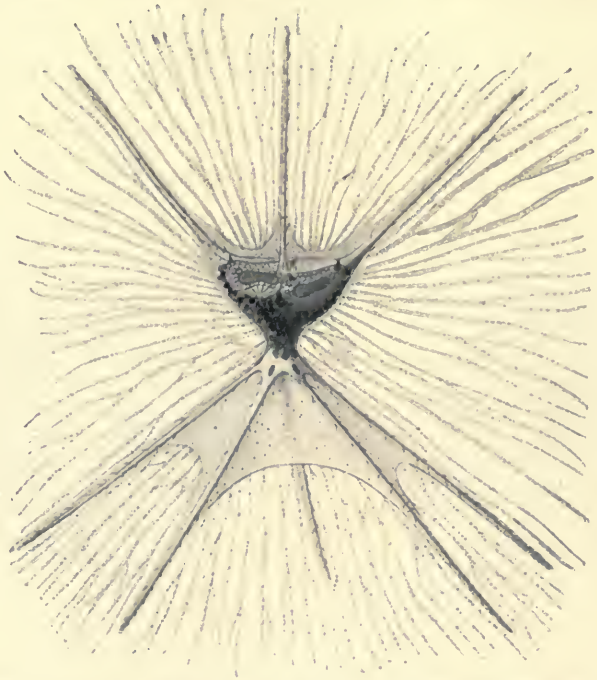


Fig. 779. Tuscarilla nationalis (Borgert). In natürlicher Stellung, mit Pseudopodien und der zwischen den ventralen Stacheln ausgespannten, fallschirmartigen Plasmahaut. Form mit zwei Zentralkapseln. (Nach der Rekonstruktion von Häcker.)

## 3. Legion.

## **Phaeocalpia** Haeckel.

Skelett aus einer monaxonen oder polyedrischen Schale bestehend, welche eine Pylomöffnung und allseitig oder kranzförmig angeordnete Radialstacheln besitzt.

6. Familie: Castanellidae Haeckel.

Schale meist kugelig, monaxon, mit gleichmäßig verteilten, rundlichen, weiten Poren und mit meist zahlreichen, allseitig verteilten Radialstacheln.

7. Familie: Circoporidae Haeckel.

Schale kugelig oder polyedrisch, mit Porenkränzen an der Basis der Radialstacheln. Radialstacheln meist in beschränkter Zahl und

geometrischer Anordnung, mit Terminalästen. (Beispiel: Circoporus hexapodius Borgert, Fig. 290 F, S. 309.)

8. Familie: Tuscaroridae Haeckel.

Schale meist flaschenförmig, mit engen Porenkanälen und wenigen langen, in ein bis zwei Kränzen um die Hauptachse gruppierten Radialstacheln. Radialstacheln ohne Terminaläste.

9. Familie: Porospathidae Borgert.

Schale mit papillenartigen Erhebungen oder mit einem trigonalen Balkensystem bedeckt, mit allseitig angeordneten Radialstacheln und zylindrischem Peristom.

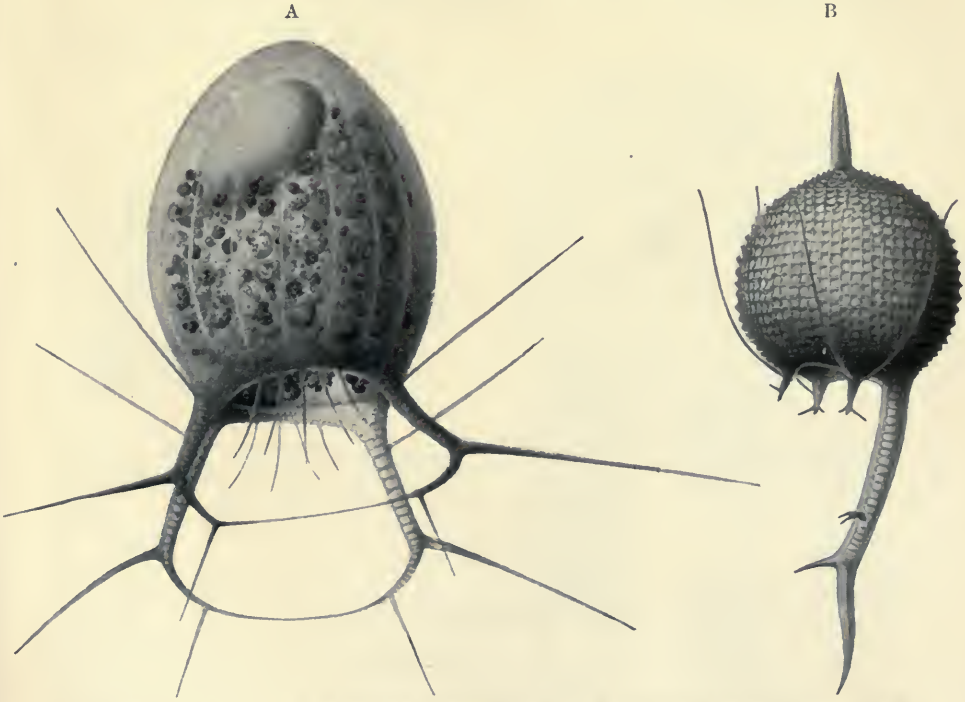



Fig. 780 A u. B. A Medusetta ansata Borg. B Euphysetta elegans Borg. (Nach Borgert.)

## 4. Legion.

### **Phaeogromia** Haeckel em. Häcker.

Skelett in der Regel bilateral-symmetrisch, mit Pylomöffnung und bestimmt lokalisierten Radialstacheln.

10. Familie: Challengeridae J. Murray.

Schale mit „Diatomeenstruktur". Pylomöffnung mit einseitiger Peristombildung. Radialstacheln, wenn vorhanden, nur in der Medianebene, seltener um den aboralen Pol gruppiert. (Beispiel: Challengeron armatum Borgert, Fig. 290 C, S. 309.)

11. Familie: Medusettidae Haeckel.

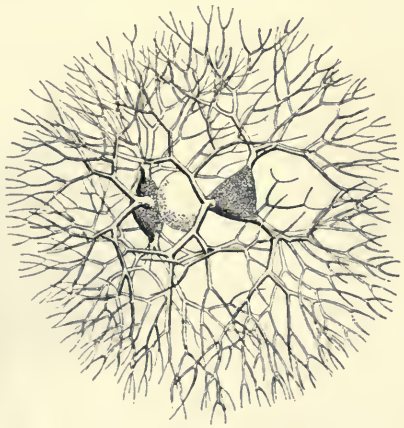
Schale vielfach mit Wabenstruktur, glatt oder mit kleinen Dornen besetzt. Radialstacheln ausschließlich den Pylomrand besetzend, gekammert. (Beispiele: Medusetta ansata Borgert, Fig. 780 A; Euphysetta elegans Borgert, Fig. 780 B.)

5. Legion.

**Phaeoconchia** Haeckel em. Häcker.

Schale aus zwei meist dickwandigen, von rundlichen, ampullen- oder schlitzförmigen Poren durchsetzten Klappen bestehend.

12. Familie: Concharidae Haeckel.



6. Legion.

**Phaeodendria** Häcker.

Schale aus zwei dünnwandigen Klappen bestehend, jede mit einem konischen Helm- oder Kuppelaufsatz, von welchem divergierende, verzweigte Röhren ausgehen.

13. Familie: Coelodendridae Haeckel em. Häcker.

Fig. 781. Coelodendrum furcatissimum. Skelettpräparat. (Nach Häcker.)

VI. Ordnung.

## **Mycetozoa** de Bary.

Diese Ordnung hat mit anderen Gruppen der Protozoen mannigfache Beziehungen. Es läßt sich aber auch nicht verkennen, daß in ihren Lebenserscheinungen manches sehr an ausgesprochen pflanzliche Organismen erinnert. Die Mycetozoen oder Myxomyceten, wie sie auch genannt werden, gehören eben dem Grenzgebiet an, wo die niedere Tier- und Pflanzenwelt ihre nahe Verwandtschaft noch deutlich erkennen lassen. Durch ihre Organisation und Entwicklungsgeschichte erweisen sich die Mycetozoen als nicht niedrig stehende, vielmehr hochdifferenzierte Organismen, welche, wie wir oben schon betonten, in manchen Beziehungen die Grenzen des Protozoenreiches überschreiten.

Die jungen Myxomyceten stellen sich als nackte Amöben von geringer Größe dar, welche auch als Myxamöben bezeichnet werden. Sie besitzen einen Kern, welcher von viel dichterer Struktur ist als bei den echten Amöben. Sie weisen auch eine kontraktile Vakuole auf, sie bilden mehr oder weniger lebhaft Pseudopodien, zeigen Plasmaströmung und nehmen ihre Nahrung durch Umfließen der be-

treffenden Körper zu sich. In ihrer Form unterscheiden sie sich je nach den Arten einigermaßen. Die meisten Mycetozoen leben von faulenden organischen Substanzen, doch nehmen viele Formen auch Bakterien auf und schließen sie in Nahrungsvakuolen ein.

Während bei manchen Formen die aus den „Sporen“ ausgekrochenen Amöben sehr bald in den Flagellatenzustand übergehen, dauert dies bei anderen länger; auch können im Amöbenzustand Teilungen vorkommen.

Die aus den Amöben durch direkte Umwandlung entstehenden Flagellaten, die Myxoflagellaten, sind meist während der Be-

Fig. 782.

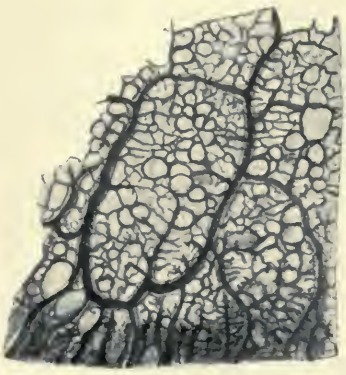


Fig. 782. Teil eines Plasmodiums von Badhamia utricularis Berk. Auf Glas ausgebreitet, mit Pikrokarmin gefärbt. Vergr. ca. 12. (Ausschnitt aus einer Abbildung von A. Lister.)

Fig. 783.

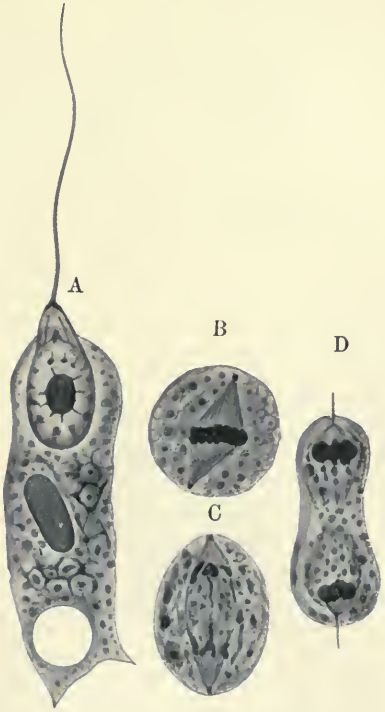



Fig. 783 A—D. A Myxoflagellat von Stemonitis flaccida. Lister. B—D dessen Teilungsstadien, Mitose des Kerns, Neubildung der Geißeln von den Centrosomen aus (D). (Nach Jahn.)

wegung ungefähr keulenförmig, wobei an dem verschmälerten Ende die Geißel hervorragt, welche oft durch fädige Strukturen mit dem Kern verbunden ist (Fig. 783 A). Die Myxoflagellaten sind sehr metabolisch, können auch Pseudopodien bilden und gehen leicht in den Myxamöbenzustand über. Die Aufnahme von geformter Nahrung, wie überhaupt die Pseudopodienbildung erfolgt in der Regel bei den Myxoflagellaten nur am Hinterende. Myxamöben wie Myxoflagellaten scheinen sich teils saprozoisch mit gelösten organischen Substanzen, teils auch durch Aufnahme von geformter Nahrung zu ernähren. Sie fressen vielfach Bakterien, Protozoen und allerhand organischen Detritus. Myxamöben wie Myxoflagellaten besitzen eine kontraktile Vakuole. Sie vermehren sich durch Teilung, wobei der Kern eine Mitose durchmacht. Dabei sind oft Centrosomen beteiligt, welche als Geißelwurzeln in deutliche Beziehungen zur Geißelbasis treten können.

Diese agamen Vermehrungen, welche oft schon kurz nach dem Ausschwärmen beginnen, können sich öfter wiederholen. Die Myxoflagellaten zeigen aber eine große Neigung sich zu encystieren; sie bilden die sogenannten Cystchen oder Mikrocysten, welche austrocknen können und aus denen dann wieder Myxamöben resp. Myxoflagellaten hervorgehen können.

Nach einiger Zeit hört die agame Vermehrung der einkernigen Zustände auf, und die Myxoflagellaten verwandeln sich wieder in Myxamöben, welche ebenfalls sich noch teilen können. Bei den Mitosen erweisen sich die Kerne dieser Stadien als haploid, d. h. sie besitzen die Hälfte der für die Art sonst charakteristischen Chromosomen (bei Physarum didermoides Rost. z. B. 8 statt 16).

Sie sind also Gameten, welche nach den neuesten Untersuchungen von Jahn paarweise kopulieren; die Zygoten bilden die Plasmodien, welche durch Kernteilung alsbald mehrkernig werden. Die Kerne dieser Plasmodien erweisen sich bei der Mitose als diploid, d. h. sie haben doppelt so viel Chromosomen als vor der Kopulation.

Bisher nahm man meist auf Grund der Untersuchungen Cienkowskys u. a. an, daß die mehrkernigen Plasmodien durch Verschmelzung der Myxamöben untereinander und mit den schon entstandenen Plasmodien sich bildeten. Die neueren Untersuchungen zeigen aber, daß die einkernigen Myxamöben vor der Kopulation von ihren Genossen nur gefressen werden; Zygoten haben aber alsbald die Tendenz zu verschmelzen.

Die Plasmodien haben offenbar eine chemotaktische Anziehungskraft aufeinander, so daß sie sich oft in Mengen miteinander vereinigen. So entstehen oft sehr umfangreiche Plasmodien, welche außerdem auch noch selbst wachsen. Man hat Plasmodien von wenigen Millimetern und darunter, und solche von $1^1/_2$ qm Ausdehnung gemessen. Die großen Plasmodien sind sehr kernreich, was sie zum Teil den Verschmelzungen, zum Teil regulären Kernteilungsvorgängen verdanken. Ein großes Plasmodium kann also auch ohne Verschmelzungen durch Wachstum bei reichlicher Nahrungsaufnahme entstehen. Sobald die Plasmodien einen gewissen Umfang erreicht haben, setzen sie sich unter lebhaften Plasmaströmungen in Bewegung. Die Art der Bewegung und die Form der Plasmodien ist leicht zu erkennen bei Formen, welche auf der Oberfläche von faulendem Holz, Blättern, Mist etc. hinkriechen. Formen, welche in der Tiefe von morschem Holz wohnen, was ja sehr vielfach vorkommt, werden sich wohl ähnlich verhalten, sind aber nur unter besonders günstigen Verhältnissen zu studieren.

Durch die Ausbreitung der Rhizopodien, deren Verzweigung und Anastomosen bildet bald das ganze Plasmodium ein feines Netzwerk (Fig. 782), dessen Plasmodium überall in lebhafter Strömung sich befindet. Es gehört zu den wundervollsten Anblicken, unter dem Mikroskop das ruhelose Durcheinanderwirbeln der Plasmabestandteile, die Bildung und Verschmelzung neuer Fortsätze, die Umfließung von Gegenständen, die rastlose Bewegung der ganzen Masse zu beobachten. Dabei läßt sich an den einzelnen Strängen eine dichtere Innenmasse und ein flüssigeres Ektoplasma unterscheiden.

Plasmodien von Mycetozoen sind wasserhell oder opak, rein weiß, gelb, orange, rosa, purpurrot oder grün gefärbt. Meist ist die Farbe des Plasmodiums charakteristisch für die Art.

Die Plasmodien nehmen flüssige oder geformte Nahrung lebhaft auf; manche sieht man ganz beladen mit Holzstückchen, Bakterien, Protozoen etc., welche oder deren Reste sie vor der Fruktifikation ausstoßen. Manche Formen fressen auch lebende Pilzmycelien (Badhamia utricularis Berk.). Sie enthalten oft massenhaft Exkretkörner,

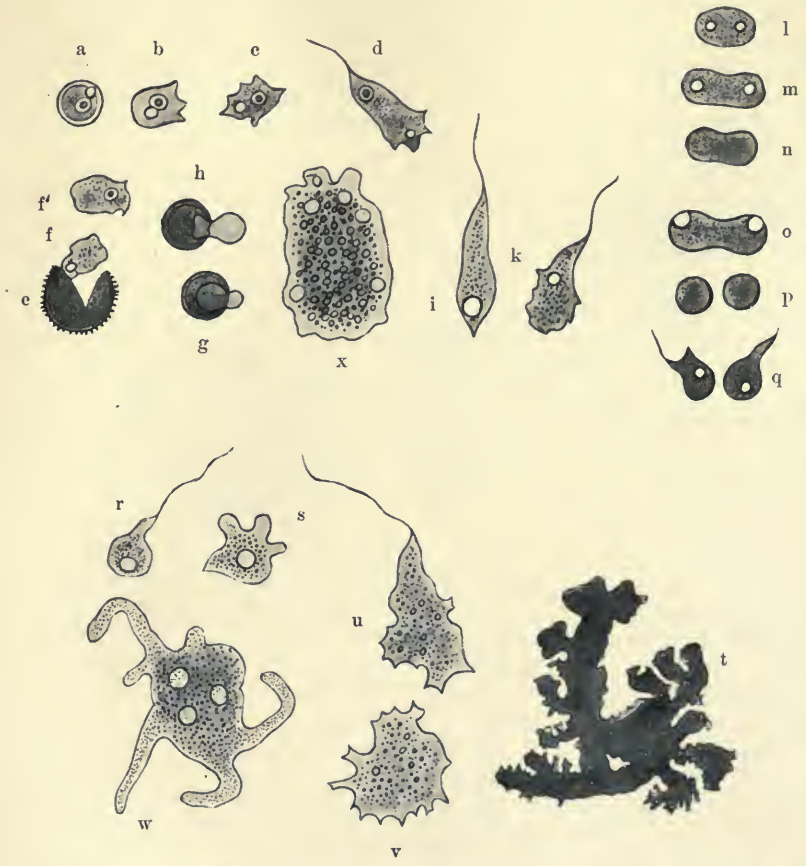



Fig. 784 a—x. Vegetative Formen von Myxomyceten. a—d Encystierte Myxamöbe auskriechend und sich in ein Myxoflagellat verwandelnd. (Didymium libertianum; Verwandlung von a—d in $1^1/_2$ Stunden.) e Spore von Didymium praecox, aus welcher zwei Myxamöben f und f' ausschwärmen. g—h Ausschwärmen der Myxamöben aus den Sporen von Stemonitis obtusata Fr. i—k Ausgebildete Myxoflagellaten derselben und l—q Teilung der Myxamöbe. r—t Aethalium septicum Fr., r Myxoflagellat, s Myxamöbe, t Randstück eines Plasmodiums. u und v Myxoflagellat und Myxamöbe von Trichia varia Pers. w Entwicklungsstadium eines Plasmodiums von Lycogala epidendron Fr. x Plasmodium von Didymium sepula Fr., aus einem Dauerzustand ausgekrochen. (Sämtliche Figuren nach de Bary.)

bei den Calcarineen auch große Massen von kohlensaurem Kalk, welche den Plasmodien eine harte Konsistenz geben können. Als Stoffwechselprodukt tritt Glykogen im Plasma auf.

In den wachsenden Plasmodien findet starke Kernvermehrung durch mitotische Teilung statt. Die Kerne, welche im ruhenden Zu-

stand bläschenförmig sind, mit großem zentralen, stark färbbarem Binnenkörper, sind oft sehr verschieden in der Größe.

Bei Austrocknung, Mangel an Nahrung und aus anderen zum Teil unbekannten Gründen kann das ganze Plasmodium in einen Dauerzustand übergehen. Es erstarrt dann die ganze Masse zu einem sogenannten Sklerotium, indem die Kerne sich zu Nestern sammeln, welche von Cystenhüllen aus Cellulose umgeben werden, die untereinander verbacken. Die ganze Masse des Sklerotiums bekommt eine hornige Konsistenz. Das Leben bleibt in ihm 3 Jahre und länger erhalten. Je nach der Dauer der Austrocknung erfolgt die Auflösung der Hüllen und die direkte Wiederentstehung des Plasmodiums in wenigen Stunden bis mehreren Tagen.

Sehr bemerkenswert sind die Vorgänge, welche zur Fruktifikation der Mycetozoen führen. Es bildet das ganze Plasmodium oder in der Regel einzelne Portionen desselben je einen Fruktifikationskörper, welcher als Sporangium oder Sporophor (Sporenbehälter oder Sporenträger) bezeichnet wird. Also das Plasmodium wirkt (ähnlich wie die Gregarinenkörper, vgl. S. 347) wie ein individualisierter Mutterkörper, welcher außer den Fortpflanzungsindividuen auch die Apparate zu deren Schutz und Ausbreitung produziert.

Zur Bildung der Fruchtkörper sammelt sich die Masse des Plasmodiums an der Oberfläche des Substrats an; die Plasmamasse staut sich in Erhebungen an, welche je nach den Gattungen zur Bildung eines einzelnen oder zahlreicher nahe beieinander stehender Fruchtkörper führen. Dabei bildet ein Teil der Plasmodienmasse bei der Mehrzahl der Arten eine Hülle, welche oft kohlensauren Kalk enthält. Ein anderer Teil bildet Gerüstsubstanz im Innern dieser Hülle; das Gerüst kann aus netzartig miteinander verbundenen Röhrchen oder Fasern bestehen; häufig kommen auch isolierte Fasern von eigentümlicher spiraliger Struktur vor, welche auch als Elateren bezeichnet werden (Fig. 786 B). Die Hülle wird als Peridium, die Gesamtheit der Fasern als Capillitium bezeichnet. Hülle und Gerüstbildungen bestehen in der Hauptsache aus Cellulose oder celluloseähnlichen Produkten des Plasmas. Die Elateren, deren Bildung bei den Trichiaceen Trichia fallax und Oligonema nitens genauer untersucht wurde, entstehen nach Strasburger aus Saftvakuolen, wobei Wand- und Spiralbänder aus Mikrosomen sich bilden. Die Saftvakuolen werden nach Helene Kränzlin aus dem Centrosomenapparat zugrunde gehender Kerne gebildet.

Innerhalb des Gerüstes sind die sogenannten Sporen angehäuft, welche aus der Hauptmasse des Plasmas entstehen. Bei der Mehrzahl der Formen sind diese Sporen einkernig. Doch erfolgt ihre Bildung in verschiedener Weise. Das vielkernige Plasmodienprotoplasma teilt sich im Innern des Sporangiums in zahlreiche kleine Klümpchen, welche entweder gleich einkernig sind (z. B. bei Trichia), oder es erfolgt die Zerklüftung noch während der Kernteilungsvorgänge; es entstehen dann zunächst mehrkernige Portionen, welche dann in einkernige Portionen zerfallen (z. B. bei Fuligo und Comatricha, Fig. 787). Indem alle diese Portionen sich encystieren, d. h. mit einer festen Membran umgeben, entstehen die einkernigen Sporen.

Bisher wurde auf Grund der Untersuchungen von Prowazek, Kränzlin und Jahn angenommen, daß während der Sporangienbildung Kopulation je zweier Kerne in den jungen Fruchtkörpern

erfolge (nach Untersuchungen an Physarum, Arcyria, Trichia, Ceratiomyxa). Nach den vorhin schon erwähnten neueren Untersuchungen Jahns sind aber die jungen aus der Spore ausschlüpfenden Myxoflagellaten und die aus ihnen entstehenden Myxamöben die Gametenstadien, welche nach mehreren Teilungen kopulieren; sie sind in ihrer Kernorganisation haploid, da vor der Sporenbildung eine Reduktionsteilung erfolgt ist. Die Zygoten wandeln sich durch Kernteilung in mehrkernige Plasmodien um, welche eine große Tendenz haben, untereinander zu verschmelzen. Die Kerne der Plasmodien sind

Fig. 785

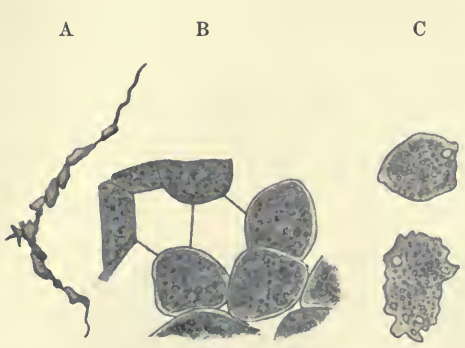



Fig. 785 A—C. Sklerotium von Didymium serpula. A Ansicht des ganzen Sklerotiums, ungefähr natürliche Größe. B Teil eines Durchschnitts. C Rückkehr des Inhaltes der Sklerotiumcysten in den amöboiden Zustand. B und C Vergr. 250. (Nach de Bary.)

Fig. 786.

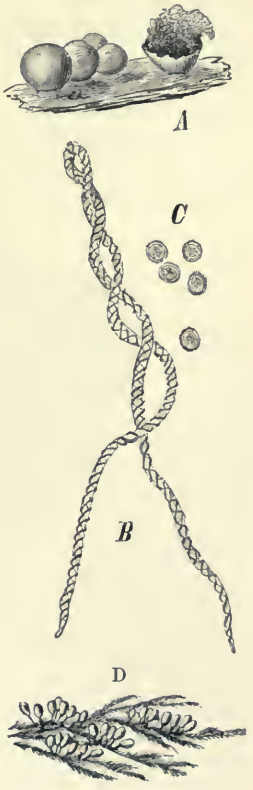



Fig. 786 A—D. A—C Trichia varia. A Mehrere geschlossene und ein geöffnetes Sporangium. Vergr. 6. B Capillitiumfaser (Elatere). C Sporen. Vergr. 240 D Leocarpus fragilis. Gesellige Einzelsporangien auf Moos. Nat. Gr. (Nach Strasburger.)

diploid, d. h. sie haben die doppelte Chromosomenzahl, wie die reduzierten Kerne der Myxamöben. Während des vegetativen Lebens der Mycetozoen sind also wie bei der Mehrzahl der anderen tierischen und pflanzlichen Organismen die Kerne diploid. Die in den entstehenden Fruchtkörpern unzweifelhaft beobachteten Kernverschmelzungen sind nach Jahn auf Degenerationserscheinungen zurückzuführen. Verschmelzung degenerierender Kerne ist eine bekannte und verbreitete Erscheinung. Die hier bei der Sporangienbildung der Mycetozoen verschmelzenden Kerne sind „somatische“ Kerne, welche aus der Keimbahn ausgeschaltet und für vegetative Zwecke: Bau des Sporangiums etc. geopfert werden.

Die für die Fortpflanzungskörper bestimmten Kerne haben ein anderes Schicksal. Sie machen eine Reifung durch. Die schon von Strasburger entdeckte Karyokinese vor der Sporenbildung ist eine typische Reduktionsteilung, durch welche die Chromosomenzahl in den Sporenkernen auf die Hälfte reduziert wird. Bemerkenswert ist, daß höchstwahrscheinlich die Chromosomenreduktion hier durch einen einzigen Kernteilungsakt herbeigeführt wird.

Die ganze Bildung der Fruchtkörper erfolgt bei vielen Arten innerhalb weniger Stunden; bei anderen dauert sie einige Tage.

Beim „Reifen" des Sporangiums platzt das Peridium; oft wird der obere Teil in Form eines Deckels abgesprengt, oder es zerfällt, wobei der untere Teil in Gestalt eines Bechers zurückbleibt. Auch gitterartige Durchbrechung des oberen Teils oder der ganzen Wandung des Peridiums, oder Zerspaltung der Wand und Zurückrollung der Teile kommt vor. Dabei bleibt oft in der Mitte des Sporangiums eine Columella aus Gerüstsubstanz zurück.

Die Bestandteile des Capillitiums führen unter dem Einfluß der Luftfeuchtigkeit hygroskopische Bewegungen aus, welche das ganz

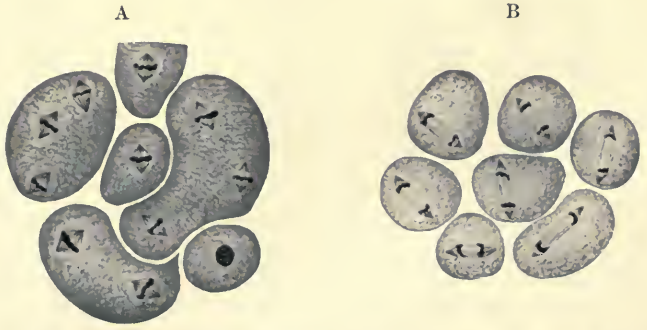



Fig. 787 A u. B. Comatricha obtusata Preuss. Zerfall des Plasmas in zweikernige Klumpen und mitotische Kernteilung in jungen Sporangien vor der Sporenbildung. (Nach A. Lister.)

trocken gewordene Sporenpulver hervordrängen und dem Spiel des Windes preisgeben. Dieser verbreitet die Sporen außerordentlich leicht, welche in geeignet zusammengesetzten Nährflüssigkeiten, oft auch in Wasser „keimen", d. h. die Myxamöbe austreten und dadurch den Zeugungskreis neu beginnen lassen.

So erklärt es sich, daß die Mycetozoenarten weit verbreitet, oft kosmopolitisch sind. Doch sind manche Arten für die warmen, andere für die kühlen Teile der Erdoberfläche charakteristisch. Auch ist anzunehmen, daß manche Arten von der Verbreitung der von ihnen bevorzugten Nährpflanzen abhängig sind.

Die Arten und Gattungen der Mycetozoen werden durch die Beschaffenheit des Plasmodiums und vor allem die Form und Organisation der Sporangien charakterisiert. Dieselben sind braun, grellgelb oder weiß gefärbt.

Die Einzelsporangien sind kugel-, ei- oder zylinderförmig, auch unregelmäßig gestaltet, gestielt oder ungestielt. Auch ihre Oeffnungsweise ist für die einzelnen Formen charakteristisch. Doch ist hervorzuheben, daß die Form, Größe und Struktur der Sporangien unter

dem Einfluß der während ihrer Bildung einwirkenden äußeren (vor allem klimatischen) Faktoren innerhalb weiter Grenzen variieren kann.

Wir teilen die Mycetozoen in folgende Unterordnungen, welche durch Beschaffenheit des Plasmodiums, den Bau der Sporangien und den Bau der Schwärmer gekennzeichnet sind:

1. Unterordnung: Acrasieae van Tieghem.

Myxamöben vorhanden, Myxoflagellaten fehlend. Plasmodium ein sogenanntes Pseudoplasmodium. Sporangien ohne Peridien und Capillitien, aus Anhäufung freier Sporen bestehend.

2. Unterordnung: Phytomyxinae Schröter.

Myxamöben, Myxoflagellaten und echte Plasmodien bildend. Infolge der parasitischen Lebensweise fehlt Peridium und Capillitium. Zellschmarotzer in Pflanzen.

3. Unterordnung: Myxogasteres de Bary.

Myxamöben und Myxoflagellaten vorhanden. Echte Plasmodien bildend. Sporen im Innern von vollkommenen Sporangien mit Peridium und Capillitium gebildet oder an der Außenseite platten- bis säulenförmiger Fruchtkörper.

## 1. Unterordnung.

## **Acrasieae** van Tieghem.

(Pseudoplasmodidae Zopf-Delage.)

Amöboide Organismen mit lappigen Pseudopodien, welche im vegetativen Zustand einzeln umherkriechen, bilden diese Abteilung. Sie vermehren sich durch Zweiteilung. Zuzeiten kriechen die Amöben an die Oberfläche ihres Nährbodens und vereinigen sich da zu sog. Pseudoplasmodien, d. h. sie bilden große protoplasmatische Klumpen, ohne miteinander zu verschmelzen. Die Grenzen zwischen den Individuen bleiben erhalten; bei Druckwirkung treten sie wieder auseinander. In den Pseudoplasmodien kriechen die Individuen aneinander aufwärts aus dem Nährboden heraus und bilden oft gestielte Fruchtkörper. Die Stiele werden aus erstarrenden Amöben gebildet, an denen die anderen Individuen emporkriechen, um an der Spitze der einfachen oder verzweigten Stiele sich zu encystieren; die Sporen sind durch eine schleimige Masse verbunden. So entstehen keulen-, kolben- oder kugelförmige freie Sporenhaufen, welche in der Erscheinung durchaus an Sporangien erinnern, und welche auch Sori genannt werden.

Aus den Cysten kriechen im geeigneten Nährmedium die kleinen Amöben wieder aus, oft nachdem sie eine längere Austrocknung durchgemacht haben.

Die Acrasieen sind Fäulnisbewohner; meist kommen sie in tierischem Kot vor.

Die nähere Verwandtschaft der Acrasieen mit den höheren Mycetozoen wird von manchen guten Kennern bezweifelt.

Sie werden in folgende 3 Familien eingeteilt:

1. Familie: Sappiniidae Dangeard.
2. Familie: Guttulinidae Cienkowsky.
3. Familie: Dictyostelidae Rostafinsky.

### 1. Familie: **Sappiniidae** Dangeard.

Diese Familie bildet eigentlich — soweit sie bisher bekannt ist — nur einen Uebergang von amöbenartigen Organismen zu Acrasieen. Nach Dangeard soll es sich bei der von ihm beschriebenen Sappinia pedata um einen Organismus handeln, welcher als einzelne Amöbe mit lappigen Pseudopodien in Mist von Pferden, Kühen, Hunden vorkommt. Der Kern wird als eigenartige Doppelbildung beschrieben. Es kommt nicht zur Bildung von Pseudoplasmodien, wohl aber zu einer eigenartigen, an Acrasieen erinnernden Form der Encystierung; die Cysten sind gestielt und erheben sich über das Substrat; dabei besteht eine Neigung der Amöben, an Gegenständen, welche über das Substrat emporragen, in die Höhe zu kriechen und sich in größeren Anhäufungen zu encystieren. Genauere Untersuchung dieser Form ist sehr zu wünschen.

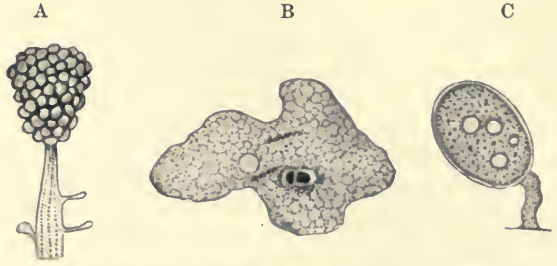



Fig. 788 A—C. Sappinia pedata Dang. A Sporangienartige Cystengruppe. B Freie Amöbe. C Gestielte Einzelcyste. (Nach Olive.)

### 2. Familie: **Guttulinidae** Cienkowsky.

Die Guttuliniden sind kleine Formen, welche unregelmäßige, gestielte oder ungestielte Fruchtkörper tragen, die mit Sporen bedeckt sind; letztere sollen entweder nur eine dünne Hülle besitzen oder mit dicker Cellulosemembran versehen sein. Die Myxamöben haben lappige Pseudopodien, gleichen vielfach der Amoeba limax. Sie leben auf Mist und faulenden Stoffen.

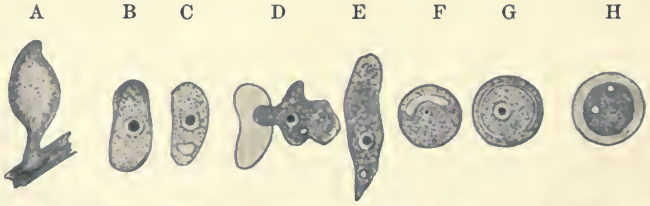



Fig. 789 A—H. Guttulina (Copromyxa) protea (Fayod). A Sporangium. B, C Sporen. D Auskriechen der Amöbe aus der Spore. E Freie Amöbe. F—H Cystenbildung unter Verwendung eines Teils des Plasmas zum Bau der Hülle. (Nach Fayod aus Olive.)

Die Myxamöben vereinigen sich zu Klumpen, aus denen die Sori entstehen.

Gattungen: Guttulina Cienkowsky (G. [= Copromyxa] protea Fayod [Zopf], vgl. Fig. 789), Guttulinopsis Olive.

### 3. Familie: **Dictyostelidae** Rostafinsky.

Die Myxamöben dieser Familie sind durch dünne, spitze Pseudopodien ausgezeichnet. Die Fruchtkörper sind ziemlich regelmäßig gestaltet; sie sind gestielt, die Stiele bestehen aus zahlreichen „Einzel-

zellen", Myxamöben, welche verhärtet sind und sich mit einer Cellulosemembran umgeben haben und, polygonal gegeneinander abgeplattet, eine Art Gewebe bilden.

Die Gattung Dictyostelium Brefeld hat einfache oder wenig verzweigte Fruchtkörper, auf welchen die Sporen in rundlichen Häufchen zusammengeballt sind (Fig. 790). Bei Polysphondylium Brefeld sind die Stiele der Fruchtkörper reichlich und regelmäßig verzweigt. An den Enden der Fruchtkörper und der wirtelig gestellten Aeste derselben sitzen die elliptischen, ca. 8 μ langen, 3 μ breiten Sporen in rundlichen Köpfchen zusammengeballt (Fig. 791). Poly-

Fig. 790.

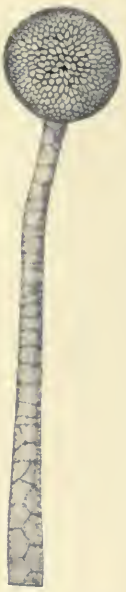


Fig. 791.

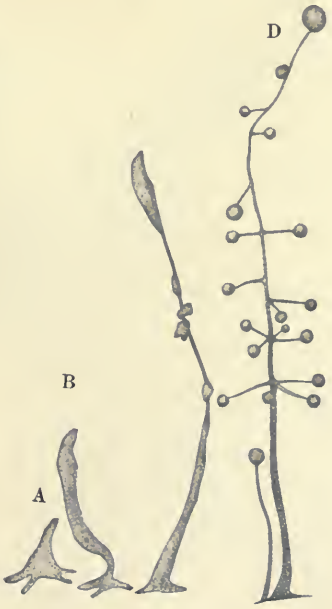



Fig. 790. Fruchtkörper von Dictyostelium mucoroides Bref. Ende eines Zweiges. Einzelzellen des Stiels deutlich. (Nach Brefeld aus Olive.)

Fig. 791 A—D. Polysphondylium violaceum Bref. A—D Bildung eines Fruchtkörpers aus der Myxamöbenmasse. (Nach Olive.)

sphondylium violaceum Bref., welches auf Mist vorkommt, bildet Fruchtkörper von ca. 1 cm Höhe (Fig. 791).

## 2. Unterordnung.

## **Phytomyxinae** Schröter.

In dieser Unterordnung werden in wohl nur provisorischer Weise parasitische Mycetozoen zusammengefaßt, welche durch den Mangel von geschlossenen Sporangien an Acrasieen erinnern, während das regelmäßige Vorkommen von geißeltragenden Schwärmern sie an die echten Myxogasteres anschließt. Auch bilden sie echte Plasmodien. Der Mangel eines Peridiums ist wohl auf eine „Rudimentierung" der Sporangienbildung infolge des Parasitismus zurückzuführen.

Die übrigen Merkmale der Ordnung ergeben sich aus der Darstellung der Gattungen. Vielleicht ist die Unterordnung richtiger als Familie den Myxogasteres zuzurechnen und würde dann, da ohnehin die Bezeichnung Phytomyxinae nach den Prioritätsregeln keine Geltung hat, mit dem alten Namen Plasmodiophoridae Zopf zu bezeichnen sein.

Es werden gegenwärtig 3 Gattungen hierher gerechnet: bei Plasmodiophora sind die Sporen frei, bei Sorosphaera in größerer Anzahl zu hohlen Kugeln (morulaartig) vereinigt, bei Tetramyxa sind je 4 Sporen zu einem Tetraëder vereinigt. Angeschlossen werden die Gattungen Sporomyxa mit freien Sporen und Mycetosporidium mit regellosen Haufen von 75–100 Sporen.

Fig. 792. Wurzelhernie beim Blumenkohl. (Nach Woronin.)

## Gattung: **Plasmodiophora** Wor.

### **Plasmodiophora brassicae** Woronin.

1877/78 M. Woronin, Jahrbücher f. wiss. Botanik. Vol. 11.
1899 Nawaschin, Flora. Vol. 86. p. 404.
1902 Prowazek, Oesterr. Bot. Zeitschr. No. 6.
1905 — Arb. a. d. Kais. Gesundh.-Amt. Vol. 22. p. 396.

Alle Arten der Gattung Brassica, sowie einige andere Gattungen der Cruciferen werden von diesem gefährlichen Krankheitserreger befallen, welcher an ihren Wurzeln große knollige Auswüchse — eine Art von Gallenbildungen — hervorruft. Da zu diesen Gewächsen alle unsere wichtigen Gemüsearten: weißer, roter Kohl, Wirsing, Kohlrabi, Rettig und Reps gehören, so hat der Schmarotzer in

allen Gegenden, wo er auftritt, eine große volkswirtschaftliche Bedeutung; denn die befallenen Pflanzen bilden die wirtschaftlich wichtigen Produkte, z. B. den Kohlkopf, nicht und sterben zum großen Teil ab.

Wegen der Form der Auswüchse (Fig. 792 u. 793), welche sich meist an der Pfahlwurzel, in kleinerem Maßstab auch an den Nebenwurzeln entwickeln, hat man der Krankheit den Namen der Kohlhernie oder Kropfkrankheit des Kohls gegeben. Sie ist in ganz Europa, von Rußland bis Spanien, und in Nordamerika beobachtet worden.

Die Durchschnitte durch Teile der befallenen Wurzeln unterscheiden sich von den normalen dadurch, daß die Elemente des Rindenparenchyms vermehrt und vergrößert sind, und daß ihr Inneres von einer farblosen, undurchsichtigen, feinkörnigen, plasmatischen Substanz erfüllt wird (Fig. 794). In den größten Geschwülsten sind auch die Elemente der Gefäßstränge angegriffen.

Fig. 793. Wurzelhernie beim gewöhnlichen weißen Kohl. (Nach Woronin.)

Die Infektion geht durch die Vermittlung des ersten Stadiums: der Myxoflagellaten vor sich (Fig. 795 B); diese dringen (wahrscheinlich durch die Wurzelhaare) in das Rindenparenchym ein. Im Wasser und in der feuchten Erde stellen sie sich nach dem Verlassen der Sporen als schlanke, lanzettförmige Bildungen mit einem lebhaft schlagenden Flagellum am Vorderende dar. Bald jedoch beginnt ihr Körper amöboide Beweglichkeit zu zeigen, ohne daß die Geißel verloren ginge.

Als eigentliche Myxamöben erscheinen die Tiere erst nach dem Eindringen in die Wirtspflanze. Die Wirtszelle zeigt ein wandständiges Protoplasma, welches mit dem zentral gelegenen Kerne durch verschiedene schmale Brücken verbunden ist. Die Zwischenräume sind mit Zellsaft erfüllt, in welchem die jungen Myxamöben zuerst im Körper des Wirtes sich nachweisen ließen. Anfangs sind sie kaum von dem Plasma der Wirtszelle zu unterscheiden. Die frühesten Stadien, welche man zuerst fand, waren schon zweikernig.

Auf fixierten Objekten ließ sich der Bau des Plasmaleibes genau studieren; das Protoplasma besitzt in der Regel einen wabigen Bau und ist von zahlreichen Tropfen oder Körnern einer fettartigen Substanz erfüllt. Mit Osmium behandelt, schwärzt sich diese (Fig. 797 A u. C). In der Regel finden sich mehrere Myxamöben um den Kern

der Wirtszelle gelagert. Ihre Kerne besitzen eine Membran, einen großen Nucleolus und ein Chromatinnetz.

Indem die Parasiten heranwachsen, vermehren sich ihre Kerne durch simultane Teilung; die Kernteilung in diesem Stadium stellt sich als eine primitive Karyokinese dar. Auch scheint eine vegetative Teilung der einzelnen Myxamöben durch Zerschnürung ihres Körpers ohne gleichzeitige Kernteilung vorzukommen.

Erst indem die Amöben, immer mehr heranwachsend, den Inhalt der Wirtszelle mehr und mehr verdrängen, vereinigen sich die einzelnen Myxamöben zu einem Plasmodium. Also scheint dieser Vor-

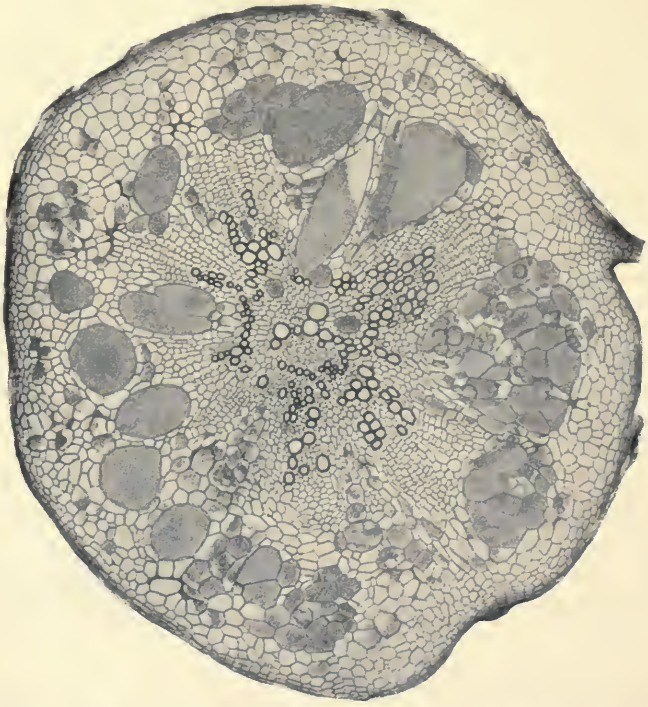


Fig. 794. Querschnitt durch eine schwer erkrankte Kohlwurzel. Die dunkelgrauen Zellen sind mit der Plasmodiophora erfüllt. 50-fache Vergr. (Nach Woronin.)

gang auch hier, wie bei anderen Mycetozoen, durch verschlechterte Lebensbedingungen angeregt zu werden. Nach den Untersuchungen von Prowazek, welcher die Beobachtungen von Nawaschin bestätigte und vervollständigte, folgt nun ein Stadium, in welchem die Kerne einen großen Teil ihres Chromatins an das Plasma abgeben, wobei sie sehr undeutlich werden (Fig. 797 D *b*, *c*).

Es folgen zwei simultane Kernteilungen, welche nunmehr ausgesprochene Karyokinesen sind, und welche die Vorbereitung zur Sporenbildung darstellen. Endlich ist das ganze Plasmodium von einer Unmenge kleiner Kerne erfüllt, welche keinen Binnenkörper mehr besitzen. Schließlich aber zerfällt das ganze Plasmodium in ebensoviele kleine Protoplasmateile, welche sich abrunden und nach Prowazek Gameten darstellen; je zwei von ihnen verschmelzen,

und die Zygoten umhüllen sich mit einer doppelt konturierten Membran. Die Cystchen oder Sporen liegen in der nunmehr abgestorbenen Zelle des Wirtes, welche außer ihnen nur noch einzelne Stärkekörnchen und Detritus enthält (Fig. 797 D *f*). Innerhalb der Zygote glaubt nun Prowazek noch Reifungsteilungen an dem einen Kern und dann Bildung eines Synkaryons beobachtet zu haben. Auch scheinen ihm gewisse Unterschiede im Bau der Plasmodienkerne auf eine geschlechtliche Differenzierung derselben hinzuweisen. (Die Kopulation wird vielleicht bei dieser Form auch eher nach dem Ausschlüpfen der jungen Myxamöben stattfinden; vgl. oben S. 780 und 783.)

Wenn nun die Kohlwurzel fault, so geraten die Sporen in die feuchte Erde, öffnen sich daselbst, das Myxoflagellat schlüpft aus, kriecht in neue Kohlwurzeln, und der Kreislauf beginnt von vorn.

Betrachten wir nun die Einwirkungen des Parasiten auf den Wirt, so ist zunächst zu bemerken, daß die Beobachter noch nicht einig sind, ob die Infektion im Wirt weiterschreitet; während Woronin

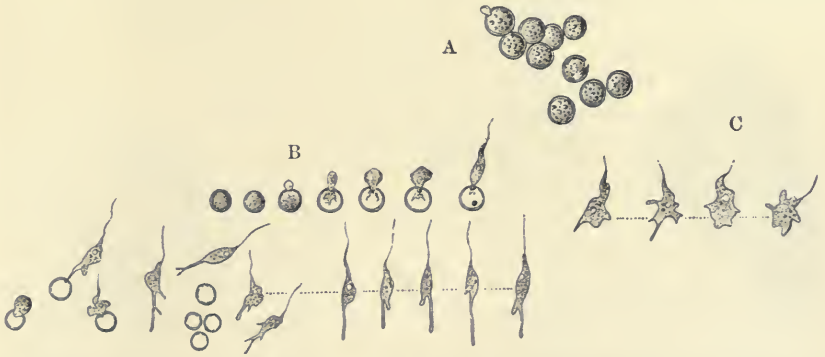



Fig. 795 A—C. A Reife Sporen (Cysten) von Plasmodiophora. 722 : 1. B Auskriechende Myxamöben, Verwandlung in Myxoflagellaten. C Myxamöben 6 Tage nach dem Auskriechen (künstlich gezüchtet). B und C 620 : 1. (Nach Woronin.)

eine Wanderung der Amöben durch die Tüpfel der Zellwände annimmt, glaubt Nawaschin, daß die ganze Geschwulst ihre Entstehung den Abkömmlingen der zuerst befallenen Zellen verdanke; letztere Ansicht teilt auch Prowazek.

Nach Nawaschin leben auch die Parasiten zunächst symbiotisch in der Wirtszelle; sie verzehren keine Stärkekörner, sondern nähren sich nur osmotisch vom Zellsaft. Auch sollen sie keinen Reiz chemischer Natur durch Ausscheidungen bewirken, sondern nur durch mechanischen Druck die Wirtszelle schädigen. Doch konnte Prowazek besonders durch die Methode der Vitalfärbung schon eine frühzeitige Schädigung der Zelle durch die Parasiten beobachten. Jedenfalls scheidet das Wirtsplasma um sie herum ein feines Plasmahäutchen aus. Auch teilen sich die befallenen Zellen lebhaft, wobei die Kernteilung eine ganz normale ist. Bilder der Amitose sind dabei nie gesehen worden (Fig. 793 B).

In der Folge werden aber die Zellen sehr hypertrophisch, der lebende Inhalt geht immer mehr zurück, der Kern degeneriert, schließlich liegt der Zellwand nur ein ganz dünnes Plasmahäutchen an; auch

der letzte Rest stirbt ab, und die ganze Zelle ist nur noch von dichtgedrängten Sporen erfüllt (Fig. 796 und 798 B).

Die Kohlwurzeln beginnen in diesem Stadium bereits stark zu faulen, und so geraten die Verbreiter der Krankheit in die Erde, in welcher später die jungen Pflanzen sofort wieder infiziert werden.

Als Mittel gegen die Krankheit können nur solche prophylaktischer Art empfohlen werden. Woronin empfiehlt als rationell:

1. die Verbrennung der Kohlwurzeln nach der Ernte,
2. sorgfältige Auswahl der Setzlinge und
3. eine sorgsame Wechselwirtschaft im Gemüsebau, wobei dasselbe Beet höchstens alle 2 Jahre mit Kohl bepflanzt werden sollte.

Die Plasmodiophora hat in der Literatur über die Geschwülste (Carcinome etc.) eine gewisse Rolle gespielt. Einige Autoren wurden durch die Wucherungen, welche in der infizierten Pflanze durch den Parasiten ausgelöst werden, veranlaßt, an Analogien mit einem hypothetischen Krebserreger zu denken. Man versuchte, auf zwei verschiedenen Wegen diese Annahme zu prüfen. Zunächst glaubte man, eine morphologische Aehnlichkeit zwischen den infizierten Pflanzenzellen und den Carcinomzellen des Menschen mit ihren sogenannten Plimmerschen Körperchen („Vogelaugen“ nach Leyden) feststellen zu können. Doch war dieser Vergleich verfehlt, da man in jenen höchstens Kerne ohne Zellleib erblicken konnte, und kein Anhaltspunkt vorhanden ist, um anzunehmen, daß etwa der Zellleib des Krebsparasiten unsichtbar (mit dem Plasma der Wirtszelle verschmolzen) sei. (Vgl. hierzu die Ausführungen von Prowazek, Arb. a. d. Kais. Gesundh.-Amt. Vol. 22. 1905. p. 406.)

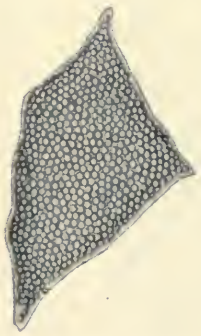


Fig. 796. Hernienzelle, erfüllt mit Cysten von Plasmodiophora (reife Sporen). 320 : 1. (Nach Woronin.)

Als zweiten Weg versuchte man experimentelle Erzeugung von Geschwülsten bei Tieren durch Injektion von Sporen der Plasmodiophora. Letzteres unternahm Podwyssotzki (Centralbl. f. Bakt. Vol. 27. 1900. No. 3. p. 97, und Zeitschr. f. klin. Med. Vol. 47. 1902). Nach seinen Angaben erfolgt auffallenderweise tatsächlich Geschwulstbildung mit Proliferation von Bindegewebszellen, wobei man die Parasiten in den tierischen Zellen findet. Doch gleichen die so erzeugten Geschwülste durchaus den schon genauer untersuchten Blastomycetengeschwülsten und lassen, so interessant sie auch sind, keinen direkten Vergleich mit Carcinomen zu.

Ich möchte an dieser Stelle nicht unterlassen, darauf aufmerksam zu machen, wie sehr diese und die verwandten Formen auf Grund der neueren Forschungen an gewisse Sporozoen erinnern.

## Gattung: **Sorosphaera** Schröter 1886.

### **Sorosphaera veronicae** (Schröter).

1877 Schröter, Bemerkungen und Beobachtungen über einige Ustilagineen. In: Beitr. z. Biol. der Pflanzen. Vol. 2. p. 383.

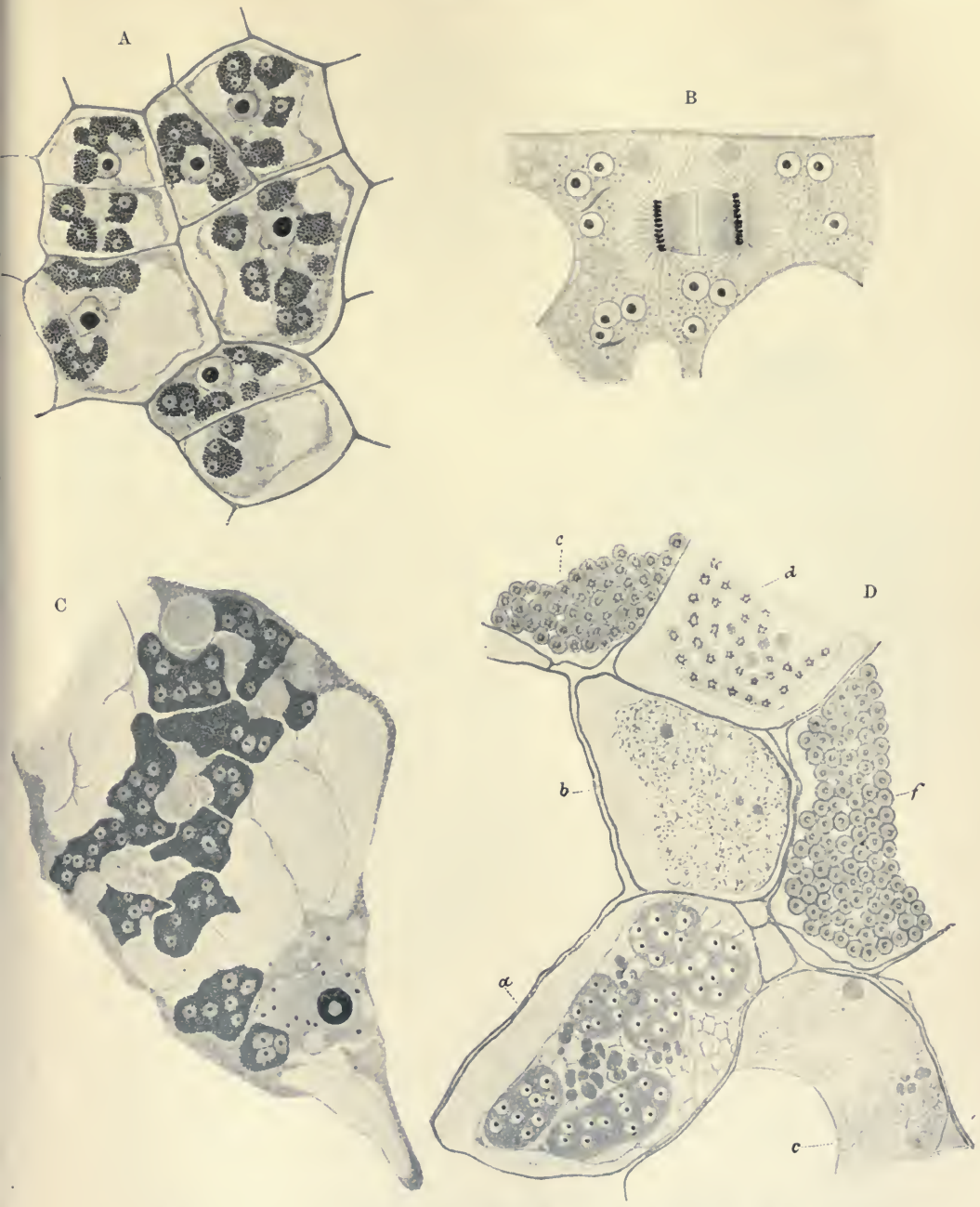



Fig. 797 A—D. Plasmodiophora brassicae Wor. Zellparasitismus. Fig. A und C = 400:1, Fig. B = 1000:1, Fig. D = 600:1. A Ein größerer Krankheitsherd, durch Vermehrung einer infizierten Zelle entstanden. B Mitose in einer infizierten Zelle. C stark ausgewaehsene infizierte Zelle. D Infizierte Zellen mit verschiedenen Stadien der Cystenbildung des Parasiten (*a* enthält noch die freien Amöben, *b* und *c* Stadien der Plasmodienbildung, *d*, *e* und *f* Stadien der Sporenbildung [Cystenbildung]; grau oder schwarz die Myxamöben; die großen bläschenförmigen Kerne gehören zu den Wirtszellen). (Nach Nawaschin.)

1886 Schröter, Pilze. In: Cohn, Kryptogamenflora von Schlesien. Vol. 1. p. 135.
1889 — Phytomyxineae. In: Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. Vol. 1. p. 7.
1909 Maire et Tison, La Cytologie des Plasmodiophoracées et la classe des Phytomyxinae. In: Annales Mycologici. Vol. 7. No. 3. p. 226.

Dieses parasitische Mycetozoon ruft auf verschiedenen Veronicaarten (V. hederifolia, triphylla, arvensis, chamaedrys) Geschwülste an verschiedenen Teilen hervor. Es befällt die Zellen, in denen die stark mit Fett beladenen Myxamöben sich in vielkernige Plasmodien umwandeln. Dieselben vermehren sich durch agamen Zerfall in ein-

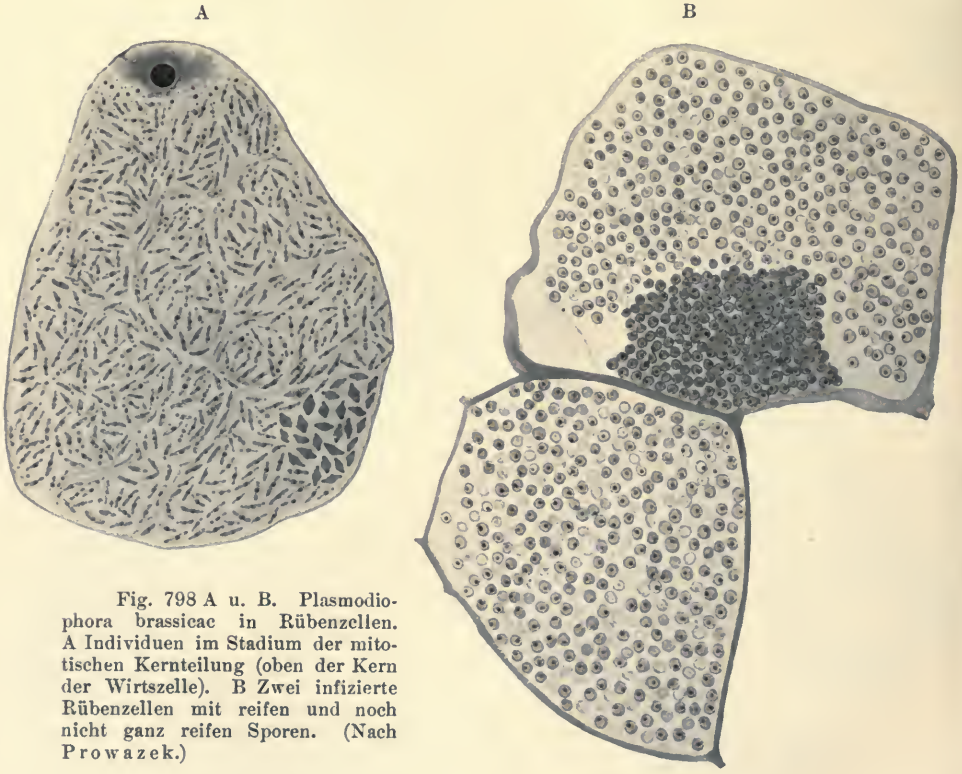



Fig. 798 A u. B. Plasmodiophora brassicae in Rübenzellen. A Individuen im Stadium der mitotischen Kernteilung (oben der Kern der Wirtszelle). B Zwei infizierte Rübenzellen mit reifen und noch nicht ganz reifen Sporen. (Nach Prowazek.)

kernige Stücke oder durch Plasmotomie. Unter Fettanreicherung verwandeln sich die agamen Individuen in Sporonten, welche in zahlreiche Sporenmutterzellen zerfallen. Jede derselben zerfällt durch 2 Teilungen in 4 Zellen. Eine dieser Teilungen dürfte analog den Angaben Jahns für Myxogasteres eine Reifungsteilung sein. Die entstehenden Sporen ordnen sich zu morulaähnlichen Hohlkugeln an.

Der Parasitismus von Sorosphaera schädigt die befallenen Pflanzen; ihre Anwesenheit führt zu Zellwucherung und damit zu Tumorenbildung. Ist eine starke Infektion vorhanden, so kommt die befallene Pflanze nicht zur Blüte und Fruktifikation.

Der Parasit wurde in Deutschland, Frankreich, Schweden gefunden und dürfte weit verbreitet sein, ist aber meist ziemlich selten.

## Gattung: **Tetramyxa** Goebel.

### **Tetramyxa parasitica** Goebel.

1884 Goebel, Flora, oder Allgemeine botanische Zeitung. 67. Jahrg. No. 28. p. 517.
1888 Hisinger, Meddel. Soc. pro Fauna et Flora Fennica. Vol. 15. p. 53.

Diese wahrscheinlich hierher gehörige Form ruft auf Ruppia rostellata und wohl auch auf Zanichellia Gallenbildungen hervor.

Infektionsweise und Verbreitungsmodus sind noch unbekannt.

Man findet den Parasiten in durch ihn hervorgerufenen kugeligen Knollen, welche mit ganz kleiner Anwachsstelle an der Basis der Seitensprosse der kriechenden Hauptachse der Pflanzen sitzen (Fig. 799 A). Das Gewebe der Galle besteht nur aus Parenchym, welches in zwei Schichten, einer zentralen und einer Rindenschicht, angeordnet erscheint.

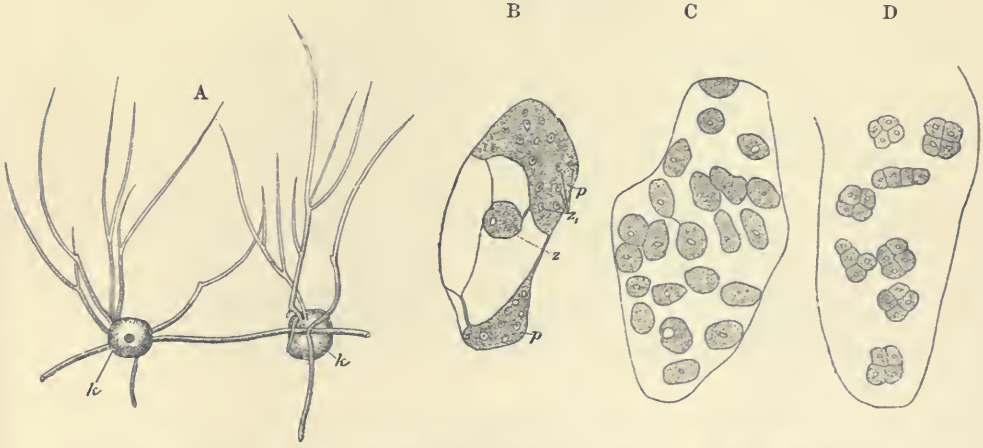



Fig. 799 A—D. Tetramyxa parasitica Goebel. A Ruppia rostellata, mit den durch Tetramyxa veranlaßten Knollen (*k*). B Angeschnittene Zelle eines Knöllchens mit Plasmodium (*p*), *z* Kern der Ruppiazelle, *z'* Kern des Plasmodiums. C Durch Zerfall des Plasmodiums entstandene nackte Sporenmutterzellen in einer Knöllchenzelle. D Sporentetraden mit noch ganz dünnen Membranen. (Nach Goebel.)

In jungen Gallen finden sich in allen Zellen Plasmodien, welche im inneren Teile reichlicher vorhanden sind. Dieselben stellen sich als zusammenhängende Massen oder körnige Stränge dar, welche zuweilen an der einen Seite des Kerns der Wirtszellen dichte Ansammlungen bilden. Die Plasmodien enthalten zahlreiche kleine Zellkerne (Fig. 799 B).

Die Sporenbildung der Tetramyxa wird dadurch eingeleitet, daß das Plasmodium in ebensoviele Portionen zerfällt, wie Zellkerne vorhanden sind (Fig. 799 C).

Jede dieser isolierten Myxamöben teilt sich sukzessive in vier Portionen, welche miteinander im Zusammenhang bleiben und, indem sie sich jede für sich encystieren, die sogenannten „Sporen“ der Tetramyxa bilden. Sie liegen fast stets alle vier in einer Ebene, oft, indem sie sich alle vier berühren, manchmal in einer Reihe, sehr selten tetraëdrisch angeordnet (Fig. 799 D).

Der zentrale Teil der älteren Gallen ist braun gefärbt; dies rührt von abgestorbenen Inhaltsbestandteilen der Wirtszellen her; die Cysten-

membranen des Parasiten sind glatt, farblos und geben mit den üblichen Methoden keine Cellulosereaktion.

Bei den älteren Gallen sind die Zellen der Rindenschicht parasitenfrei.

Die Tetramyxa veranlaßt durch ihre Anwesenheit eine reichliche Vermehrung der Ruppiazellen und dadurch die Gallenbildung. In plasmodiumhaltigen Zellen finden sich häufig die Zellkerne in der Teilung begriffen.

Nahe steht ihr die von Molliard (Bull. Soc. Bot. de France. 1909. p. 23) beschriebene T. triglochinis, welche auch Sporentetraëder

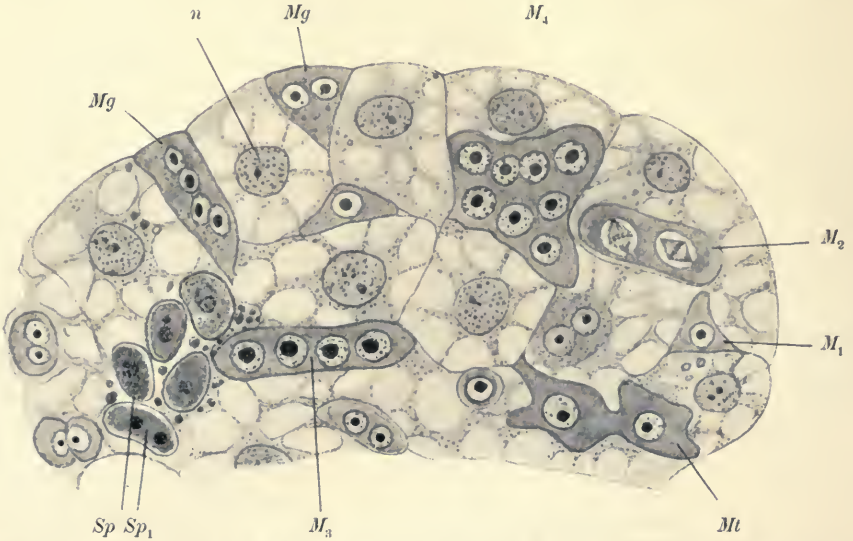



Fig. 800. Sporomyxa scauri Léger. Schnitt durch einen Fettkörperlappen eines stark infizierten Scaurus. $M_1$—$M_4$ agame Stadien von Sporomyxa, allmähliche Zunahme der Kernzahl zeigend. *Mt* Teilung eines zweikernigen Individuums. *Mg* Vorstadien der Sporenbildung. *n* Kerne der Fettkörperzellen. *Sp*, $Sp_1$ Haufen von Sporen, *Sp* eine Spore mit schiefer Streifung der Hülle, $Sp_1$ eine abnorme zweikernige Spore. (Nach Léger.)

bildet, die aber bei der Reife zerfallen. Sie kommt auf Triglochin palustre und maritimum vor und ist in Frankreich beobachtet worden.

## Gattung: **Sporomyxa** Léger.

### **Sporomyxa scauri** Léger.

1908 Léger, L., Mycétozoaires endoparasites des Insectes. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 12. p. 109.

Aehnlich wie Plasmodiophora ist auch diese Form ein Zellparasit, welcher in dem Käfer Scaurus tristis (Ol.) vorkommt. Er bewohnt in diesem Wirt Fettkörper, männliche und weibliche Geschlechtsorgane, auch kommt er frei im Blut vor. In den Zellen tritt er zuerst als einkerniger amöboider Körper auf und wird dann durch mitotische Teilung des Kerns mehrkernig; auch kommt wahrscheinlich plasmodiale Verschmelzung mehrkerniger Individuen vor; die höchste beobachtete Kernzahl ist 8. Obwohl der Umriß der Tiere vielfach

amöbenähnlich ist, sind an ihnen keine amöboiden Bewegungen wahrgenommen worden. Das Plasma dieser Stadien ist deutlich alveolär, fein granuliert, kaum chromatisch und nicht in Ento- und Ektoplasma geschieden. Die Kerne sind bläschenförmig mit stark färbbarem zentralen Binnenkörper und deutlichem peripheren Chromatin.

Agame Vermehrung erfolgt im zweikernigen Stadium durch gewöhnliche Teilung (Fig. 800 *Mt*), im vielkernigen Stadium durch Plasmotomie.

Außer den beschriebenen Formen finden sich im Gewebe solche mit stark färbbarem Plasma, welches außer chromatischen Granula auch Fetttröpfchen enthält, mit kleineren Kernen, deren Chromatin insgesamt in dem Binnenkörper konzentriert ist. Léger hält diese Formen für die Vorstadien der Sporulation. Aus solchen einkernigen Individuen, die wohl oft durch Zerfall eines vielkernigen Körpers vorher entstanden sind, bilden sich die Sporen ohne umhüllendes Sporangium. Einzelne Beobachtungen deuten darauf hin, daß der Sporenbildung eine Kopulation einkerniger Plasmaklümpchen oder wenigstens Vereinigung zweier Kerne vorausgeht.

Die Sporen sind oval und messen im Durchschnitt 10 : 8 μ. Doch kommen große Verschiedenheiten in Maßen und Verhältnissen vor. Die meisten sind einkernig, doch gibt es auch zwei- und mehrkernige. Die Cellulosehülle ist farblos und fein gestreift.

Der Parasit führt in dem Tenebrioniden Scaurus tristis (Ol.) in den befallenen Geweben große Zerstörungen herbei, doch findet keine Zellproliferation statt. Die Infektion findet bei der Entleerung des Spermas, weniger wohl mit den Eiern, hauptsächlich aber beim Zerfall der gestorbenen Körper statt.

Die infizierten Käfer stammten aus Algier, Provinz Oran.

### Gattung: **Mycetosporidium** Léger und Hesse.

#### **Mycetosporidium talpa** Léger und Hesse.

1905 Léger, L., u. Hesse, E., Sur un nouveau protiste parasite des Otiorhynques. In: C. R. Soc. Biol. Paris. Vol. 58. p. 92.

Eine eigenartige, im Charakter des Plasmodiums und einer Art von Sporangienbildung den höheren Mycetozoen gleichende Form, welche bei dem Käfer Otiorhynchus fuscipes Ol. aus den Wäldern der Chartreuse gefunden wurde (bei 3 Proz.). Man findet gleichzeitig vegetative Formen und Sporen in dem oft sehr stark infizierten Darmepithel. Die Plasmodien stellen oft ein vielverzweigtes Netz zwischen den Epithelzellen dar, während rundliche Individuen sich in den Zellen selbst finden. Diese Formen haben alle ein ziemlich stark färbbares Plasma, die Kerne sind sehr zahlreich und dicht. Agame Vermehrung findet statt durch Plasmotomie und durch simultanen Zerfall in 2 μ große, einkernige Individuen, welche die Neuinfektion der Epithelzellen übernehmen und dort wieder zu vielkernigen Individuen heranwachsen.

Außerdem findet man Plasmodien von geringerer Größe, welche von denen des ersterwähnten Typus abzuleiten sind; sie haben ein nicht chromatisches, fettreiches Plasma, große bläschenförmige Kerne mit zentralem Binnenkörper. Diese teilen sich in zahlreiche einkernige Körper, wobei wahrscheinlich eine Kernkopulation vorausgeht.

Diese einkernigen Zellen von ovaler Form messen 8 : 6,5 μ; sie wachsen, und die Kerne vermehren sich durch Mitose. Schließlich entsteht ein kugeliges Gebilde von ca. 30 μ Durchmesser, welches eine dünne Hülle bildet. Dann teilt sich der Inhalt in 75—100 Sporen, deren jede eine polyedrische Hülle bildet und 8 Kerne enthält, welche wahrscheinlich ebensoviel Keimen entsprechen.

Das Sporangium, welches seine ganze Entwicklung im Epithel durchgemacht hat, fällt dann mit den Resten der Wirtszelle ins Darmlumen; die dünne Hülle wird verdaut, die Sporen, deren jede 5 bis 7 μ Durchmesser und eine feste Hülle hat, werden frei und mit den Exkrementen entleert.

Fig. 801.

Fig. 802.

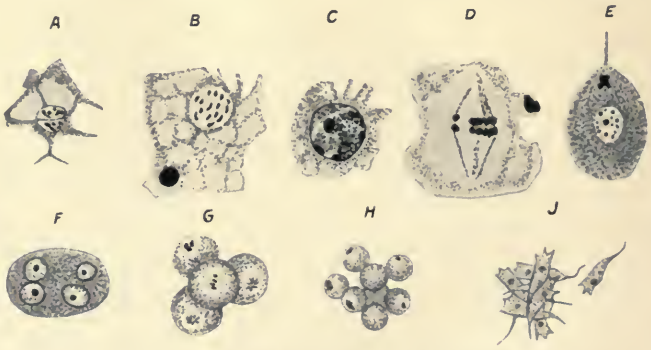



Fig. 801 A—C. A und B Ceratiomyxa mucida (Pers.). A Reifer Fruchtkörper auf Holz. Vergr. ca. 2. B Bildung eines jungen Fruchtkörpers aus den Strängen des Plasmodiums. Vergr. ca. 75. C Ceratiomyxa porioides, Stück vom Rand eines Fruchtkörpers im Beginn der Sporenbildung. Vergr. 100. (Nach Woronin und Famintzin.)

Fig. 802 A—J. Ceratiomyxa mucida (Pers.). Cytologische Details. A Kernverschmelzung im herauskommenden Plasmodium. B Synkaryon, daneben ein degenerierender Kern. [A und B (?) ist nach neueren Untersuchungen keine Kopulation, sondern wahrscheinlich eine Degenerationserscheinung.] C „Synapsis". D heterotypische Mitose. E junge Spore mit ruhendem und einem degenerierenden Kern. F—J Keimung der Sporen. F ausgeschlüpfte vierkernige Myxamöbe. G und H Teilung in 4 und 8 Teilstücke. J die entstandenen 8 Myxoflagellaten. (A—H nach Jahn, J nach Zopf.)

Obwohl Mycetosporidium sehr schwere Schädigungen des Gewebes durch seine intensive Vermehrung veranlaßt, hat es keine Gewebewucherungen zur Folge.

### 3. Unterordnung.

## Myxogasteres.

(Mycetozoa s. str., Myxomycetes s. str.)

Diese Ordnung besteht aus den Gattungen der typischen Mycetozoen, denjenigen Formen, deren Naturgeschichte in der allgemeinen Darstellung S. 778 zusammengefaßt wurde. Sie sind ausgezeichnet durch das Vorkommen der Myxamöben und Myxoflagellaten, die echten Plasmodien und die komplizierter gebauten Sporangien, welche mit

Ausnahme der Familie der Ceratiomyxiden (Exosporeae) bei allen Formen von einem Peridium umhüllt sind.

Für die Systematik spielen die Sporen und Sporangien die wichtigste Rolle. Die Sporen sind meist kugelig, seltener elliptisch, oft durch gegenseitigen Druck polyedrisch. Ihre Hülle ist glatt, warzig oder mit Stacheln, Platten oder Leisten besetzt. Bei der großen Mehrzahl der Arten sind sie violett gefärbt, bei den anderen weiß, farblos, braun, gelb, rot. Bei den meisten Formen sind die Sporen einkernig, bei wenigen zwei- oder vierkernig.

Die Sporangien besitzen sehr mannigfache Formen, welche bei der Systematik verwertet werden. Vor allem sind folgende besondere Bildungen zu erwähnen. Bei manchen Formen verschmelzen die gleichzeitig entstehenden Sporangien zu einem einheitlichen großen Fruchtkörper, in welchem man bei gewissen Arten die Einzelsporangien noch deutlich nebeneinander erkennen kann, während bei anderen das ganze Gebilde mehr oder weniger einheitlich ist, ein einheitliches Capillitium besitzt etc. Solche Fruchtkörper nennt man Aethalien.

Gelegentlich oder auch regelmäßig bildet sich bei anderen Formen das ganze, noch netzförmig ausgebreitete Plasmodium zu einem diese Form beibehaltenden Fruchtkörper um; eine solche Bildung wird als Plasmodiocarp bezeichnet.

Im Anschluß an Rostafinski und Lister wird die Ordnung folgendermaßen eingeteilt:

### 1. Unterordnung.

### **Exosporeae** Rostafinski.

Die einzige Familie Ceratiomyxidae Schröter bildet insofern einen Uebergang zu den Acrasieen, als die Fruchtkörper peridienlos sind und aus platten-, hörner- oder säulenförmigen Gebilden bestehen, welche meist zu mehreren büschelweise vereinigt sind. An der Außenseite der Platten entstehen (je eines aus einem polygonalen Abschnitt) kleine Stielchen, welche an der Spitze je eine Spore bilden. Ceratiomyxa mucida (Pers.) kommt in moderndem Holze vor, an dessen Oberfläche sie nach Regen die milchweißen, etwa $^1/_3$ cm hohen Fruchtkörper bildet.

Da die Fruchtkörperbildung von Ceratiomyxa die bestuntersuchte ist, von welcher wir durch die Untersuchungen Jahns die meisten cytologischen Details kennen, so sei sie hier etwas ausführlicher dargestellt. Zu Beginn der Fruchtkörperbildung, wenn das Plasmodium in das sogenannte Polsterstadium übergeht, wurde jene Verschmelzung von Kernen beobachtet (Fig. 802 A u. B), welche bisher als eigentlicher Sexualakt bei den Mycetozoen betrachtet wurde, jetzt aber auf Degeneration zurückgeführt wird. Es ist ihr also für die normale Entwicklung keine Bedeutung zuzuschreiben.

Es folgt nun das Streckungsstadium, in welchem der massenhaft abgesonderte Schleim sich in Form von Hörnern emporstreckt, an deren Spitze die Hauptmasse körnigen Plasmas sich ansammelt. Während dieses Stadiums bekommen die Kerne einen eigenartigen dichten Bau, welcher mit dem Synapsisstadium bei Metazoengeschlechtszellen verglichen wird (?).

In dem nun sich anschließenden Maschenstadium ist das Protoplasma in Form eines Netzes an der Oberfläche der glasigen

Schleimmasse ausgebreitet, welche die Hörnchen im Innern stützt. In ihm hellen sich die Kerne wieder auf, zeigen aber jetzt nur 8 Chromosomen (Diakinese), welche bei der jetzt sogleich folgenden Reduktionskaryokinese auf zwei Tochterkerne verteilt werden, von denen der eine zugrunde geht. In dem folgenden Pflasterstadium bilden sich lauter abgegrenzte Plasmateile auf den Hörnchen. Jeder erhält einen Kern, oft dazu noch einen degenerierenden. Der Kern der nun entstehenden gestielten Spore teilt sich durch zwei Karyokinesen in 4 Kerne. Die aus der Spore auskriechende Myxamöbe hat 4 Kerne; dementsprechend teilt sie sich sofort in 4 Zellen, jede derselben sofort wieder in 2; aus den Teilprodukten entstehen dann sogleich 8 Myxoflagellaten. Die Kerne der Spore und ihrer Produkte haben 8 Chromosomen. Die volle Chromosomenzahl wird durch die Kopulation nach dem Auskriechen der Myxamöben aus der Spore wieder erreicht. Vorher vergeht oft eine ziemlich lange Zeit der Sporenruhe und Austrocknung.

### 2. Unterordnung.

### **Endosporeae** Rostafinski.

Die Sporen werden in einem mit Peridium umhüllten Sporangium gebildet. Auch hier erfolgt im Anfang der Sporangienbildung Konjugation von je 2 Plasmodienkernen. Die Kerne führen darauf im Gegensatz zu den Exosporen nur zwei Karyokinesen aus, eine vor der Sporenbildung und eine bei der Keimung. Die erstere ist eine Reduktionsteilung.

Die mannigfaltigen Formen der Unterordnung, von der wir nur einige Gattungen als Beispiele erwähnen, werden folgendermaßen gruppiert.

1. Legion: **Amaurosporales** Rostafinski.

Die Sporen sind violett oder violettbraun, mit Ausnahme einiger Species von Stemonitis und Comatricha, bei denen die Sporen blaßrostgelb sind.

1. Sublegion: Calcarineae.

Formen, deren Sporangien kohlensauren Kalk enthalten.

1. Familie: Physaridae.

Kalk in feinen Granulationen vorhanden.

Gattungen: Badhamia Perk. (Fig. 782), Physarum Pers., Fuligo Haller (zu dieser Gattung gehört die sog. Lohblüte, Fuligo varians, früher meist Aethalium septicum genannt, eine große, grellgelb gefärbte Form aus der Gerberlohe [Fig. 803]), Chondrioderma Rost., Leocarpus Link (Fig. 786 D).

2. Familie: Didymidae.

Kalk in Kristallen vorhanden.

Gattung: Didymium Schrad. (Fig. 784 u. 785).

2. Sublegion: Amaurochaetineae.

Sporangien ohne Kalk.

1. Familie: Stemonitidae.

Formen mit Einzelsporangien.

Gattungen: Stemonitis Gled. (Fig. 804 A und Fig. 783), Comatricha Preuss (Fig. 787).

2. Familie: Amaurochaetidae.

Sporangien zu Aethalien vereinigt.
Gattungen: Amaurochaete Rost., Brefeldia Rost.

2. Legion: **Lamprosacrales** Rostafinski.

Die Sporen haben verschiedene Farben, sind aber nie violett.

1. Sublegion: Aneminea.

Sporangien ohne Capillitium, oder letzteres bildet wenigstens kein System gleichartiger Fäden.

1. Familie: Heterodermidae.

Peridium häutig, mit mikroskopisch kleinen, runden Granulationen bedeckt, oft im oberen Teil ein Netz bildend.
Gattungen: Dictydium Schrad. (Fig. 805 A u. B), Cibraria Pers. (Fig. 804 C).

Fig. 803.

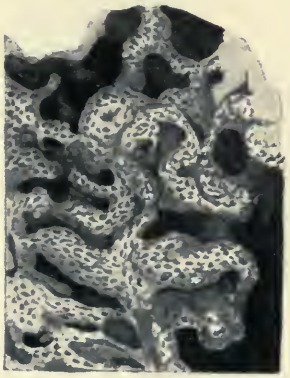


Fig. 804.

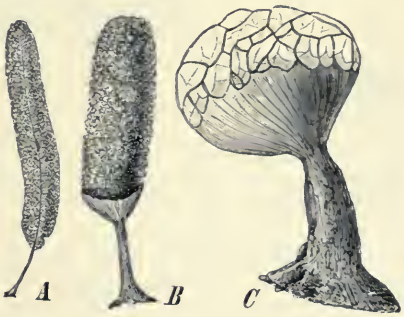



Fig. 803. Fuligo varians (= Aethalium septicum). Teil eines Aethaliums. (Nach A. Lister.)

Fig. 804 A—C. Reife, geöffnete Fruchtkörper nach Entleerung der Sporen. A von Stemonitis fusca. Vergr. 10. B von Arcyria punicea. Vergr. 12. C von Cribraria rufa. Vergr. 32. (Aus Strasburger.)

2. Familie: Liceidae.

Peridium knorpelig; Sporangien solitär.
Gattung: Licea Schrad.

3. Familie: Tubulinidae.

Peridium häutig, ohne Granulationen; Sporangien röhrenförmig, gesellig zusammengedrängt, verklebt.
Gattung: Tubulina Pers. (Fig. 805 C).

4. Familie: Reticulariidae.

Sporangien zu Aethalien vereinigt, die Peridien unvollkommen, durchlöchert oder ein gemeinsames Capillitium bildend.

Gattung: Reticularia Bull.

2. Sublegion: Calonemineae.

Capillitium vorhanden, aus einem System gleichartiger Fäden bestehend.

1. Familie: Trichiidae.

Capillitium bestehend aus freien Fäden mit Verdickungen in Form von Ringen oder Spiralen oder aus solchen, welche zu einem elastischen Netzwerk verbunden sind.

Gattung: Trichia Haller (Tr. varia H., Fig. 786 A—C).

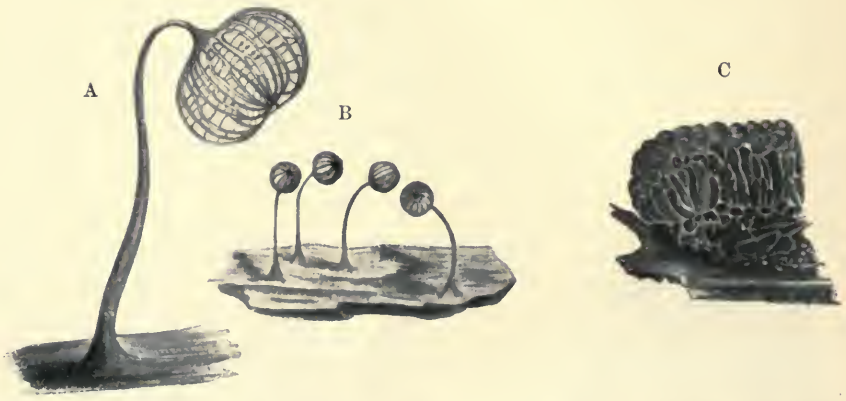



Fig. 805 A—C. A und B Dictydium cernuum (Pers.). A entleertes Sporangium. Vergr. 10. B reife Sporangien. Vergr. 50. C Tubulina fragiformis Pers. Sporangienklumpen. Vergr. ca. 3. (A und B nach Schröter, C nach A. Lister.)

2. Familie: Arcyriidae.

Das Capillitium besteht aus Fäden, die zu einem elastischen Netzwerk vereinigt sind; die Verdickungen der Fäden bestehen aus Ringen, Netzen, Leisten, Dornen etc.

Gattungen: Arcyria Hill (Fig. 804 B). Perichaena Fries.

3. Familie: Margaritidae.

Das Capillitium besteht aus verschiedenartigen Fäden, die aber nie ein Netzwerk bilden und keine Spiralstrukturen besitzen, oft aber an den einander gegenüberliegenden Wänden des Peridiums befestigt sind.

Gattung: Margarita Lister.

4. Familie: Lycogalidae.

Sporangien bilden ein Aethalium, das Capillitium ist aus glatten oder gerippten, verzweigten, farblosen Röhrchen zusammengesetzt.

Gattung: Lycogala Mich.

## Wichtigste Literatur über Rhizopoden.

*I. Amöben.*


1086. **Awerinzew, S.,** *Beiträge zur Struktur des Protoplasma und des Kernes von Amoeba proteus (Pall.). In: Zool. Anz. Vol. 32. 1907. p. 47.*

1087. **Baelz, E.,** *Ueber einige neue Parasiten des Menschen. In: Berl. klin. Wochenschr. 1883. p. 237.*

1088. **Barbagallo, P.,** *L' Entamoeba hominis e l' Entamoeba histolytica in rapporto con la cosidetta dissenteria amebica. In: Policlinico. Sez. med. Vol. 12. 1905. p. 282.*

1089. **De Beaurepaire, Aragão H.,** *Sobre a Amoeba diplomitotica n. sp. Contribuiçao para a estudo da divizião nuclear nas amebas. In: Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de Janeiro. Vol. 1. 1909. p. 33.*

1090. **Behla,** *Die Amöben, insbesondere vom parasitären und kulturellen Standpunkt. Berlin, Aug. Hirschwald. 1897.*

1091. **Behrend, K.,** *Kurze Angaben über eine nichtpathogene Amöbe aus dem Darm von Macacus rhesus. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 34. 1914. p. 35.*

1092. **Calkins, G. N.,** *Evidences of a sexual cycle in the life-history of Amoeba proteus. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 5. I. 1904. p. 1.*

1093. — *The fertilization of Amoeba proteus. In: Biol. Bulletin. Vol. 13. 1907. No. 4. p. 219.*

1094. **Casagrandi** e **Barbagallo,** *Entamoeba hominis. Studio biologico e clinico. In: Annali d' Igiene sperimentale. Vol. 5. Fasc. 1. 1897.*

1095. **Castellani,** *Observations on some Protozoa found in human feces. In: Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. I. Abt. Vol. 38. 1905. p. 66.*

1096. **Caullery,** *Sur un Amoebien parasite des embryons de Peltogaster curvatus Kossm. In: C. R. Soc. Biol. Paris. Vol. 61. p. 266.*

1097. — *Sur un Amoebien parasite de Peltogaster curvatus Kossm. Ibid. Vol. 41. p. 226—268.*

1098. **Chatton, E.,** *Une amibe, Amoeba mucicola n. sp., parasite des branchies des labres, associée à une trichodine. (Note prélim.) In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 67. 1909. p. 691.*

1099. — *Protozoaires parasites des branchies des labres: Amoeba mucicola Chatton; Trichodina labrorum n. sp. Appendice: Parasites des Trichodines. In: Arch. Zool. expér. et gén. Sér. 5. Vol. 5. 1910. p. 239—266.*

1100. — *Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les Amoebiens. Faits et théories. Ibid. Vol. 45. 1910. No. 6. p. 267.*

1101. **Celli, A.,** *und* **Fiocca, R.,** *Beiträge zur Amöbenforschung. In: Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. I. Abt. Vol. 15. 1894. p. 470; Vol. 16. 1894. p. 329.*

1102. **Councilman** *and* **Lafleur,** *Amebic dysentery. In: John Hopkins Hospital Reports. Vol. 2. 1891. p. 395.*

1103. **Craig, C. F.,** *Observations upon Amebas infecting the human intestine, with a description of two species, Entamoeba coli and Entamoeba dysenteriae. In: Am. Med. Philad. Vol. 9. 1905. p. 854, 897, 937.*

1104. **Cunningham, D. D.,** *Sanitary report on cholera to the Government of India. 1870.*

1105. — *On the development of certain microscopic organisms occurring in the intestinal canal. In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 21. 1881. p. 234.*

1106. **Dangeard, P.,** *Contribution à l'étude des Acrasiées. In: Le Bot. 1896—1897 p. 1.*

1107. **Le Dantec, A.,** *Procédés pour obtenir des Amibes et des Anguillules pour les travaux pratiques de la parasitologie. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 66. 1909. p. 237.*

1108. **Darling, S. T.,** *The production in kittens inoculated with Entamoeba tetragena of pathological forms identical with Entamoeba histolytica. In: Science. N. S. Vol. 37. 1913. p. 524.*

1109. **Dobell, C. Cl.,** *Physiological degeneration and death in Entamoeba ranarum. In: Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. 53. 1909. Part 4. p. 711—721.*

1110. — *Cytological studies on three species of Amoeba — A. lacertae Hartmann, A. glebae n. sp., A. fluvialis n. sp. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 34. 1914. p. 139—189.*

1111. **Doflein, F.**, *Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien. In: Arch. f. Protistenk. Suppl. 1. 1907. p. 250.*
1112. **Elmassian, M.**, *Sur une nouvelle espèce amibienne chez l'homme, Entamoeba minuta n. sp. 1. mém. (Morphologie—Evolution—Pathogénie.) In: Centralbl. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 52. 1909. p. 335.*
1113. — *Sur l'Amoeba blattae. Morphologie génération. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 16. 1909. H. 2. p. 143.*
1114. **Epstein** *und* **Howaisky**, *Untersuchungen über parasitische Amöben. In: Journ. Sect. Zool. Soc. Imp. Amis des Sci. nat. Moscou 1914. (Russisch.)*
1115. **Erdmann, R.**, *Depression und fakultative Apogamie bei Amoeba diploidea. In: Festschr. zum 60. Geb. R. Hertwigs. Vol. 1. 1910. p. 325.*
1116. **Forel, E.**, *On the nuclear division of a free-living limax Amoeba tachypodia. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 34. 1914. p. 190—197.*
1117. **Frosch, P.**, *Zur Frage der Reinzüchtung der Amöben. In: Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. Vol. 21. 1897. p. 926.*
1118. — *Beitrag zur Biologie saprophytischer Amöben. In: Zeitschr. f. Krebsforschung. Vol. 8. 1909. H. 2. p. 183.*
1119. **Grassi, B.**, *Intorno ad alcuni protisti endoparassitici ed appartenenti alle classi dei flagellati, lobosi, sporozoi e ciliati. Atti della Soc. Ital. di Sci. nat. Milano. Vol. 24. 1882. p. 135.*
1120. **Gross, A.**, *Beobachtungen über Amöbenenteritis. In: Deutsch. Arch. f. klin. Med. Vol. 76. 1903. p. 429.*
1121. **Gruber, A.**, *Studien über Amöben. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 41. 1884.*
1122. — *Amöbenstudien. In: Ber. Nat. Ges. Freiburg i. B. Vol. 8. 1894.*
1123. **Harris, H. F.**, *Experimentell bei Hunden erzeugte Dysenterie. In: Arch. path. Anat. Berlin. Vol. 166. p. 67.*
1124. **Hartmann, M.**, *Eine neue Dysenterieamöbe Entamoeba tetragena Viereck syn. E. africana Hartm. In: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Vol. 12. 1908. Beiheft 5.*
1125. — *Untersuchungen über parasitische Amöben. 1. Entamoeba histolytica Schaudinn. Mit Benutzung der nachgelassenen Präparate von F. Schaudinn. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 18. 1909. p. 207—220.*
1126. — *Ueber eine neue Darmamöbe, Entamoeba testudinis n. sp. In: Mem. do Instit. Oswaldo Cruz. Vol. 2. Fasc. 1. 1910. p. 3.*
1127. — *Untersuchungen über parasitische Amöben. II. Entamoeba tetragena Viereck. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 24. 1912. p. 163—181.*
1128. — *Morphologie und Systematik der Amöben. In: Handb. path. Mikroorganism. 2. Aufl. Vol. 7. 1913. p. 607.*
1129. — *und* **Nägler**, *Kopulation bei Amoeba diploidea etc. In: Sitzber. Ges. naturf. Freunde Berlin. 1908. Vol. 1.*
1130. — *und* **Whitmore, Eug.**, *Untersuchungen über parasitische Amöben. III. Entamoeba coli Lösch em. Schaudinn. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 24. 1912. p. 182.*
1131. **Hofeneder, H.**, *Ueber den Exkretionsvorgang und die systematische Stellung von Amoeba quadrilincata. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 27. 1912. p. 254—259.*
1132. **Ijima, I.**, *On a new Rhizopod parasite of man. In: Annot. zool. Japon. Vol. 2. 1908. p. 85.*
1133. **Jaeger, H.**, *Ueber Amöbenbefunde bei epidemischer Dysenterie. In: Berl. klin. Wochenschr. 1901. No. 36. p. 917.*
1134. — *Untersuchungen über Amöbendysenterie in Ostpreußen. In: Deutsche med. Wochenschr. 1902. No. 27. p. 208.*
1135. **Janicki, C. v.**, *Ueber Kern und Kernteilung bei Entamoeba blattae Bütschli. In: Biol. Centralbl. Vol. 29. 1909. No. 12. 15. Juni.*
1136. **Jürgens**, *Zur Kenntnis der Darmamöben und der Amöben-Enteritis. In: Veröffentlichungen aus dem Gebiete des Militär-Sanitätswesens. Vol. 20. 1902. p. 110.*
1137. **Kartulis**, *Zur Aetiologie der Dysenterie aus Aegypten. In: Virch. Arch. f. path. Anat. Vol. 105. 1886. p. 521.*
1138. — *Zur Aetiologie der Leberabszesse. Lebende Dysenterieamöben im Eiter der dysenterischen Leberabszesse. In: Centralbl. f. Bakt. etc. Vol. 2. 1887. p. 745.*
1139. — *Die Amöbendysenterie. In: Kolle und Wassermanns Handbuch der pathogenen Mikroorganismen. 2. Aufl. Bd. 7.*
1140. **Koch, R.**, *Arbeiten aus dem Gesundheitsamt. No. 3. Cholerabericht.*
1141. **Koidzumi, M.**, *On a new parasitic Amoeba, Entamoeba nipponica, found in the intestine of Japanese. In: Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 51. p. 650.*
1142. **Kruse, W.**, *und* **Pasquale, A.**, *Untersuchungen über Dysenterie und Leberabszesse. In: Zeitschr. f. Hyg. Vol. 16. 1894. p. 1.*
1143. — — *Eine Expedition nach Aegypten zum Studium der Dysenterie und des Leberabszesses. In: Deutsche med. Wochenschr. 1893. p. 354, 378.*

1144. **Kühn, A.,** *Analyse der Chromatinverhältnisse und der Teilungsmechanik des Amöbenkerns mit Hilfe mehrpoliger Mitosen. In: Zool. Anz. Vol. 45. 1915. p. 564.*
1145. **Lambl,** *Beobachtungen und Studien aus dem Franz-Joseph-Kinderhospital in Prag. 1. Teil. 1860. p. 362.*
1146. **Leidy, J.,** *Freshwater Rhizopods of North America. Washington 1879.*
1147. **Lesage, A.,** *Culture de l'amibe de la dysentérie des pays chauds. In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 28. 1905. p. 9.*
1148. **Loesch, F.,** *Massenhafte Entwicklung von Amöben im Dickdarm. In: Arch. f. path. Anat., Physiol. u. klin. Med. von R. Virchow. Vol. 65. 1875. p. 196.*
1149. **Mackinnon, Doris,** *Observations on Amoeba from the intestine of the Crane-Fly larva, Tipula sp. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 32. 1914. p. 267.*
1150. **Mercier, L.,** *Le cycle évolutif d'Amoeba blattae Bütschli. (Note prélim.) In: Arch. f. Protistenk. Vol. 16. 1909. H. 2. p. 164.*
1151. — *Contribution à l'étude de l'amibe de la blatte. (Entamoeba blattae Bütschli.) In: Arch. f. Protistenk. Vol. 20. 1910. p. 143.*
1151a. — *Contribution à l'étude de l'amibe de la blatte. Ibid. Vol. 20. 1910.*
1152. **Metcalf, M. M.,** *Studies upon Amoeba. In: Journ. of exper. Zool. Vol. 9. 1910. No. 2. p. 301.*
1153. **Musgrave, W. E.,** *Intestinal Amoebiasis without diarrhoea. A study of fifty fatal cases. In: The Philippine Journ. of Science. B. Medical Sc. Vol. 5. July 1910. p. 229.*
1154. — und **Clegg,** *Amebas. In: Publ. Biol. Lab. Manila. No. 18. 1904.*
1155. **Nägler, K.,** *Studien über Protozoen aus einem Almtümpel. 1. Amoeba Hartmanni n. sp. Anhang zur Centriolfrage. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 22. 1911. H. 1. p. 56.*
1156. — *Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 15. 1909. p. 1.*
1157. **Neresheimer, E.,** *vgl. No. 331 der Liste S. 299.*
1158. **Noc, F.,** *Recherches sur la dysentérie amibienne en Cochinchine. In: Ann. de l'Inst. Pasteur. Vol. 23. 1909. p. 177.*
1159. **Penard,** *Faune rhizopodique du Bassin de Leman. Genf 1902.*
1160. — *Observations sur les amibes à pellicule. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 6. 1905. p. 173.*
1161. — *Nouvelles recherches sur les amibes du groupe Terricola. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 28. 1912. p. 78—140.*
1162. **Popoff, M.,** *Ueber den Entwicklungszyklus von Amoeba minuta n. sp. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 22. 1911. p. 197.*
1163. — *Anhang. Ueber die Teilung von Amoeba sp. Ibid. Vol. 22. 1911. p. 216.*
1164. **Prandtl, H.,** *Die physiologische Degeneration der Amoeba proteus. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 8. 1907. p. 281.*
1165. **Prowazek, S. v.,** *Entamoeba buccalis n. sp. In: Arbeiten aus dem Kaiserl. Gesundheitsamt. Vol. 21. 1904. p. 42.*
1166. — *Zur Kenntnis der Entamoeba. In: Arch. f. Schiffs- und Tropen-Hyg. Vol. 16. 1912. p. 30.*
1167. — *Entamoeba. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 25. 1912. p. 273.*
1168. — *Weiterer Beitrag zur Kenntnis der Entamöben. Ibid. Vol. 26. 1912. p. 241.*
1169. **Puschkarew, B. M.,** *Ueber die Verbreitung der Süßwasserprotozoen durch die Luft. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 28. 1913. p. 323.*
1170. **Quincke** und **Roos,** *Ueber Amöben-Enteritis. In: Berl. klin. Wochenschr. Vol. 30. 1893. p. 1089*
1171. **Ruge** und **Esau,** *Das Durchwandern der Dysenterieamöben durch die Darmwand. In: Centralbl. f. Bakt. Orig. Vol. 46. 1908. p. 129.*
1172. **Schaudinn, F.,** *Ueber Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung von Amoeba crystalligera. In: Sitzungsber. Berl. Akad. 1894. p. 1029.*
1173. — *Ueber die Teilung von Amoeba binucleata (Gruber). In: Sitzungsber. Ges. Naturf. Fr. Berlin. 1895. p. 130.*
1174. — *Untersuchungen über die Fortpflanzung der Rhizopoden. In: Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamt. Vol. 29. 1903. p. 3.*
1175. **Scheel, K.,** *Beiträge zur Fortpflanzung der Amöben. In: Festschr. zum 70. Geb. von K. v. Kupffer. Jena (Gustav Fischer) 1899. p. 569.*
1176. **Schepotieff, A.,** *Amöbenstudien. In: Zool. Jahrbücher, Abt. Anat., Ontog. d. Tiere. Vol. 29. 1910. H. 4.*
1177. **Schuberg,** *Die parasitischen Amöben des menschlichen Darmes etc. In: Centralbl. f. Bakt. etc. Vol. 13. 1893. p. 598, 654, 701.*
1178. **Schubotz, H.,** *Beiträge zur Kenntnis der Amoeba blattae und A. proteus. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 6. 1905. p. 1.*

1179. **Smith, T.,** *An infectious disease among turkeys by Protozoa. In: U. S. Dept. Agr. Bureau. Animal Industry. Bull. No. 8. 1895.*
1180. **Tönniges, C.,** *Die Fortpflanzung von Pelomyxa palustris. In: Sitzungsber. Ges. zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaften zu Marburg. 10. Februar 1909. No. 2.*
1181. **Tsujitani,** *Ueber die Reinkultur der Amöben. In: Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Vol. 24. 1898. p. 666.*
1182. **Vahlkampf,** *Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax etc. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 2. 1904. p. 167.*
1183. **Viereck, H.,** *Studien über die in den Tropen erworbene Dysenterie. In: Beihefte Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Vol. 11. 1907. Heft 1.*
1184. **Walker, E. L.,** *The parasitic amoebae of the intestinal tract of man and other animals. In: Journ. med. Research. Vol. 17. 1908. p. 379.*
1185. — *and* **Sellards,** *Experimental entamoebic dysentery. In: Philippine Journ. of Science. Manila. Vol. 8. 1913. p. 253.*
1186. **Wasielewski, Th. v.,** *Ueber Amöbennachweis. In: Münch. med. Wochenschr. 1911. No 8.*
1187. — *und* **Hirschfeld, L.,** *Untersuchungen über Kulturamöben. In: Abhdl. d. Heidelberger Akad. d. Wiss. Math.-naturw. Kl. 1910. 1. Abh.*
1188. — — *Zur Technik der Amöbenuntersuchung. In: Hyg. Rundschau. 1909. No. 16.*
1189. — — *Untersuchungen über Kulturamöben. In: Abhandl. Akad. Wiss. Heidelberg Jahrg. 1910. 1. Abh.*
1190. — *und* **Kühn, A.,** *Untersuchungen über Bau und Teilung des Amöbenkerns. In: Zool. Jahrb. Anat. Vol. 38. 1914. p. 253.*
1191. **Wenyon,** *Observations on the Protozoa in the intestine of mice. In: Arch. f. Protistenk. Supplementband 1. 1907.*
1192. **Werner, H.,** *Studien über pathogene Amöben. In: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Vol. 12. 1908. Beiheft 11. p. 7.*

*Ausführliche Literaturverzeichnisse finden sich in No. 1090, 1094, 1100, 1102, 1128, 1139, 1174, 1190, 1178, 1186.*

*II. Mastigamöben.*

1193. **Castellani** *and* **Chalmers,** *Note on an intestinal flagellate in man. In: The Philippine Journ. of Science. 1910. p. 211.*
1194. **Frenzel, J.,** *Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argentiniens. I. Die Protozoen. In: Bibl. Zoologica. Heft 12. 1892.*
1195. **Goldschmidt, R.,** *Lebensgeschichte der Mastigamöben Mastigella vitrea und Mastigina setosa. In: Arch. f. Protistenk. Suppl.-Bd. 1. 1906. p. 83.*
1196. **Nägler, C.,** *Ueber Kernteilung und Fortpflanzung von Cercobodo agilis. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 34. 1914. p. 133.*
1197. **Prowazek, S. v.,** *Aus dem Nachlaß von Fritz Schaudinn. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 31. 1913. p. 72.*
1198. **Sabrazès** *et* **Muratet,** *Flagellés de l'intestin du cheval et de l'âne. In: Gaz. hebd. des Sc. méd. de Bordeaux. 1908. p. 374.*

*III. Heliozoen.*

1199. **Boissevain, M.,** *Ueber Kernverhältnisse bei Actinosphaerium Eichhorni bei fortgesetzter Kultur. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 13. 1908. p. 167.*
1200. **Brauer, A.,** *Ueber die Encystierung von Actinosphaerium Eichhorni. In: Zeitschrift wiss. Zool. Vol. 58. 1899. p. 189.*
1201. **Cienkowsky, L.,** *Ueber die Clathrulina, eine neue Actinophryengattung. In: Arch. f. mikr. Anat. Vol. 3. 1867.*
1202. **Distaso, A.,** *Sui processi vegetativi e sull' incistidomento di Actinophrys sol. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 12. 1908. p. 277.*
1203. **Dobell, Clifford,** *Observations on the life-history of Cienkowskys Arachnula. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 31. 1913. p. 317.*
1204. **Entz, Géza, jr.,** *Ueber Bau und Lebensweise von Vampyrellidium vagans. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 29. 1913. p. 387.*
1205. **Goodey, T.,** *A preliminary Communication on three new Proteomyxan rhizopods from soil. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 35. 1914. p. 80—102.*
1206. **Greeff,** *Ueber Radiolarien und radiolaricnartige Rhizopoden des süßen Wassers. I. Art. In: Arch. f. mikr. Anat. Vol. 5. 1869. II. Art. Vol. 11. 1875.*
1207. **Grenacher, N.,** *Bemerkungen über Acanthocystis viridis. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 19. 1868. p. 289.*
1208. — *Ueber Actinophrys sol. In: Verhandl. Würzburger Phys.-med. Gesellsch. N. F. Vol. 1. 1869. p. 168.*

1209. **Griessmann, K.**, *Ueber marine Flagellaten. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 39. 1913. p. 1.*
1210. **Hertwig, R.**, *Ueber die Kernteilung bei Actinosphaerium Eichhorni. Jena 1884.*
1211. — *Ueber Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung bei Actinosphaerium Eichhorni. In: Abh. der math.-phys. Kl. d. Ak. d. Wiss. München. Vol. 19. Abt. III. 1898. p. 1.*
1212. — *Ueber physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. In: Festschrift für E. Haeckel. Jena 1904.*
1213. — *und* **Lesser**, *Ueber Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. In: Arch. f. mikr. Anat. Vol. 10. Suppl. 1874.*
1214. **Keysselitz, G.**, *Studien über Protozoen. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 11. 1908. H. 2/3.*
1215. **Mac Kinnon, Doris L.**, *The optical properties of the contractile elements in Heliozoa. In: Journ. Physiol. London. Vol. 38. p. 254.*
1216. **Penard, E.**, *Die Heliozoen der Umgegend von Wiesbaden. In: Jahrb. Nassau Verein f. Naturk. Vol. 43. 1890.*
1217. **Schaudinn, F.**, *s. No. 240 der Liste auf S. 296.*
1218. — *s. No. 263 der Liste auf S. 296.*
1219. — *Heliozoa. In: Das Tierreich. Probelieferung. Berlin 1896.*
1220. **Schepotieff, A.**, *Monerenstudien. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Vol. 32. 1911. p. 367—400.*
1221. **Schulze, F. E.**, *Rhizopodenstudien. In: Arch. f. mikr. Anat. I. Vol. 10. 1874. p. 328. II. Vol. 10. 1874. p. 377.*
1222. **Sondheim, M.**, *Ueber Actinophrys oculata. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 36. 1915. p. 52.*
1223. **Zülzer, M.**, *Bau und Entwicklung von Wagnerella borealis. In: Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin. 1908. p. 151.*
1224. — *Bau und Entwicklung von Wagnerella borealis Mereschk. In: Arch. f Protistenkunde. Vol. 17. 1909. p. 135.*

### *IV. Mycetozoa.*

1225. **de Bary**, *Die Mycetozoen. 2. Aufl. Leipzig 1864.*
1226. **Constantineanu, J. C.**, *Ueber die Entwicklungsbedingungen der Myxomyceten. In: Ann. mycologici. Vol. 4. 1906. p. 496.*
1227. **Delage, Y.**, *Zoologie concrète. Vol. 1. Paris 1896.*
1228. **Famintzin** *und* **Woronin**, *Ueber zwei neue Formen von Schleimpilzen: Ceratium hydnoides und C. porioides. In: Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg. Sér. VII. Vol. 20. 1873. No. 8.*
1229. **Harper, R. A.**, *Cell and nuclear division in Fuligo varians. In: Botanic. Gaz. Vol. 30. 1900. p. 217.*
1230. **Hisinger**, *Recherches sur les tubercles du Ruppia rostellata et du Zannichella polycarpa provoqués par le Tetramyxa parasitica. I. N. pr. Meddel. Soc. pro Fauna et Flora Fennica. Vol. 14. 1888. p. 53.*
1231. **Jahn, E.**, *Myxomycetenstudien. 1—8 in Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1) Vol. 19. 1901. p. 97. 2) Vol. 20. 1902. p. 107. 3) Vol. 22. 1904. p. 84. 4) Vol. 23. 1905. p. 489. 5) Vol. 24. 1906. p. 538. 6) Vol. 25. 1907. p. 23. 7) Vol. 26. 1908. p. 342. 8) Sexualakt. Vol. 29. 1911. p. 231.*
1232. **Kränzlin, Helene**, *Zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien bei den Trichien und Arcyrien. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 9. 1907. p. 170.*
1233. **Lister, A.**, *a) A monograph of the Mycetozoa. London. Brit. Mus. 1894.*
*b) On the division of nuclei in the Mycetozoa. In: Journ. Linn. Soc. Botany. Vol. 29. 1893. p. 529.*
*c) On the cultivation of Mycetozoa from spores. In: Journ. of Botany. 1901.*
1234. **Macbride, R. H.**, *The Northamerican slime moulds. New York and London 1899.*
1235. **Maire, R.**, *et* **Tison, A.**, *La cytologie des Plasmodiophoracées et la classe des Phytomyxinées. In: Ann. mycol. Vol. 7. 1909. p. 226.*
1236. **Miller, C. O.**, *The aseptic cultivation of Mycetozoa. In: Quart. Journ. Micr. Sci. New Ser. Vol. 41. 1898. p. 43.*
1237. **Olive, E. W.**, *a) Monograph of the Acrasieae. In: Proc. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 30. 1902. p. 437.*
*b) Cytological studies on Ceratiomyxa. In: Transact. Wisconsin Ac. Sci. Vol. 15. 1907.*
1238. **Prowazek, S.**, *Kernverhältnisse in Myxomycetenplasmodien. In: Oesterr. bot. Zeitschr. Vol. 54.*

1239. **Rosen, F.,** *Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. II. Studien über die Kerne und die Membranbildung bei Myxomyceten und Pilzen. In: Cohns Beiträge. Vol. 6. 1897. p. 237.*
1240. **Schröter,** *Myxomyceten. In: Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Vol. 1. Abt. 1. 1896.*
1241. **Strasburger, E.,** *Zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien von Trichia fallax. In: Bot. Zeitung. Vol. 42. 1884. No. 20.*
1242. **Zopf,** *Die Pilztiere oder Schleimpilze. In: Encyclopädie der Naturwissenschaften. Breslau 1887.*

*V. Foraminiferen.*

1243. **Awerinzew, S.,** *Ueber die Struktur der Kalkschalen mariner Rhizopoden. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 74. 1903. p. 478.*
1244. — *Beiträge zur Kenntnis mariner Rhizopoden. In: Mitt. Zool. Station Neapel. Vol. 16. 1903/04. p. 349.*
1245. — *Ueber Zoochlorellen bei Protozoen. Travaux Soc. Naturalistes St. Pétersbourg. 1900. p. 345.*
1246. — *Ueber Gromia Dujardini M. Sch. In: Zool. Anz. Vol. 35. 1910. p. 425.*
1247. **Blochmann, F.,** *Zur Kenntnis der Fortpflanzung von Euglypha alveolata Duj. In: Morph. Jahrb. Vol. 13. 1888.*
1248. **Brady, B. Henry,** *Report on the Foraminifera dredged by H. M. S. Challenger. 1873—76.*
1249. — *Note on the reproductive condition of Orbitolites complanata var. laciniata. In: Journ. R. Micr. Soc. 1888. p. 693.*
1250. — *On the reproduction of Orbitolites. In: Nature. Vol. 47. 1893. p. 119.*
1251. **Broek E., van den,** *Étude sur le dimorphisme des Foraminifères et des Nummulites en particulier. In: Bull. Soc. Belgique Géol. Proc.-verb. Vol. 26. 1893. p. 6.*
1252. **Bütschli, O.,** *Sarcodina. In: Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Vol. 1. Protozoa. 1880—82.*
1253. — *Kleine Beiträge zur Kenntnis einiger mariner Rhizopoden. In: Morph. Jahrb. Vol. 11. 1886. p. 78.*
1254. **Carpenter, William B.,** *Researches on the Foraminifera. I. In: Philosophical Transactions R. Soc. London. Vol. 149. 1859. p. 2.*
1255. — *Introduction to the study of the Foraminifera. London 1862.*
1256. **Carter, H. J.,** *On freshwater Rhizopoda of England and India. In: Ann. and Magaz. Nat. Hist. (3) Vol. 13. 1864.*
1257. — *On the freshwater and saltwater Rhizopoda of England and India. Ibid. (3) Vol. 15. 1865.*
1258. **Cienkowsky, L.,** *Ueber einige Rhizopoden und verwandte Organismen. In: Arch. mikr. Anat. Vol. 12. 1876.*
1259. **Doflein, F.,** *Ueber den Teilungsvorgang bei den Süßwasserthalamophoren. In: Sitzungsber. Ges. f. Morph. u. Physiol. München. 1907.*
1260. **Dreyer, Fr.,** *Peneroplis, eine Studie zur biologischen Morphologie und zur Speciesfrage. Leipzig, W. Engelmann, 1888.*
1261. **Eimer, G. Th.,** und **Fickert, C.,** *Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Foraminiferen. Entwurf einer natürlichen Einteilung derselben. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 65. 1899.*
1262. **Fermor, X.,** *Einige neue Befunde aus der Entwicklungsgeschichte von Arcella vulgaris. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 31. 1913. p. 39.*
1263. **Gruber, A.,** *Die Teilung der monothalamen Rhizopoden. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 36. 1882.*
1264. **Hertwig, R.,** *Ueber Microgromia socialis. In: Arch. f. mikr. Anat. 10. Suppl. 1874. p. 10.*
1265. — *Bemerkungen zur Organisation und systematischen Stellung der Foraminiferen. In: Jen. Zeitschr. Vol. 10. 1876. p. 41.*
1266. — *vgl. No. 350 der Liste S. 299.*
1267. — und **Lesser,** *Ueber Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. In: Arch. f. mikr. Anat. Vol. 10. 1874. Suppl.*
1268. **Leidy,** *Freshwater Rhizopods of North America. In: U. St. Geolog. Survey of the Territories. Vol. 12. 1879.*
1269. **Lister, J. J.,** *Contributions to the life-history of the Foraminifera. In: Proc. Roy Soc. Vol. 56. 1894. p. 155.*
1270. — *Dasselbe. In: Phil. Transact. Roy. Soc. London. Vol. 186. 1895. p. 401.*
1271. — *The Foraminifera. In: A Treatise on Zool. ed. by Ray Lankester. I. 1903.*
1272. **Lücke, F.,** *Saccamina sphaerica M. Sars. Inaug.-Diss. Kiel 1910.*

1273. **Munier-Chalmas,** *Études sur les nummulites. In: Bull. Soc. géol. France. Sér. 3. Vol. 8. 1880. p. 300.*

1274. **Neumayr, M.,** *Die Stämme des Tierreichs. Wirbellose Tiere. Wien und Prag. (Paläontologie der Foraminiferen.)*

1275. — *Die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der schalentragenden Rhizopoden. In: Sitzungsber. d. K. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl. Vol. 45. 1887. p. 156.*

1276. **d'Orbigny, Alcides,** *Foraminiferas. In: Historia de la Isla de Cuba por. d. Ramon de la Sagra. 1840. p. 1—180. Tab. 1—12.*

1277. **Parisi, B.,** *Sulla composizione chimica dei bastoncini del Trichosphaerium Sieboldi. In: Boll. Mus. Zool. An. comp. Torino. Vol. 24. 1910. No. 609. p. 1.*

1278. **Penard** *s. o. No. 1159.*

1279. — *Sur quelques Rhizopodes des Mousses. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 17. 1909. p. 252.*

1280. **Popoff, M.,** *Ueber die geschlechtliche Fortpflanzung von Euglypha alveolata. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 25. 1912. p. 8.*

1281. **Rhumbler, L.,** *Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden 1. Ueber Entstehung und sekundäres Wachstum der Gehäuse einiger Süßwasserrhizopoden. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 52. 1891. p. 515.*

1282. — *Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. 2. Saccammina sphaerica M. Sars. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 57. 1894. p. 433.*

1283. — *Die Perforation der Embryonalkammern von Peneroplis pertusus Forskal. In: Zool. Anz. Jahrg. 16. 1894. p. 335.*

1284. — *Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des Zellinhaltes. In: Zeitschr. f. allgem. Physiol. Vol. 2. 1902. p. 183.*

1285. — *Mitteilungen über die Foraminiferen. In: Verh. Deutsch. Zool. Ges. 15. Vers. 1905. p. 97.*

1286. — *Die Foraminiferen der Plankton-Expedition. 1. Teil: Allgem. Organisationsverhältnisse der Foraminiferen. Kiel u. Leipzig 1911.*

*(Ein ausführliches Werk mit allgemeinen Auseinandersetzungen und eingehender Verarbeitung der gesamten Literatur.)*

1287. — *Die Foraminiferen (Thalamophoren) der Plankton-Expedition. Zugleich Entwurf eines natürlichen Systems der Foraminiferen auf Grund selektionistischer und mechanisch-physiologischer Faktoren. Zweiter Teil. Systematik: Arrhabdammidia, Arrammodisclidia und Arnodosammidia. In: Ergebn. Plankton-Exp. Vol. 3. L. c. 1913. p. 331.*

1288. **Schacko, G.,** *Untersuchungen an Foraminiferen. In: Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 49. Vol. 1. 1883. p. 428 resp. 443.*

1289. **Schaudinn, F.,** *Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernteilung. In: Biol. Centralbl. Vol. 14. 1894. p. 161.*

1290. — *Myxotheca arenilega n. g. n. sp. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 57. 1894. p. 18—31.*

1291. — *Ueber die systematische Stellung und Fortpflanzung von Hyalopus n. g. Dromia dujardini Schultze. In: S.-B. Ges. naturf. Freunde. 1894. p. 14.*

1292. — *Dasselbe in Naturwiss. Wochenschr. Vol. 95. 1894. p. 169.*

1293. — *Untersuchungen an Foraminiferen, Calcituba polymorpha Roboz. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 59. 1895. p. 85.*

1294. — *Ueber Dimorphismus der Foraminiferen. In: S.-B. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1895. p. 87.*

1295. — *Ueber Plastogamie bei Foraminiferen. In: S.-B. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1895. p. 170.*

1296. — *Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium Sieboldi Schn. In: Abh. K. preuß. Akad. Wiss. Berlin 1899. Anh. p. 1.*

1297. — *Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. I. Polystomella crispa. In: Arb. Kais. Gesundheitsamt. Vol. 19. 1903. p. 548.*

1298. **Schepotieff, A.,** *Untersuchungen über niedere Organismen. I. Die Gastraeaden (Haliphysema u. Gastrophysema). In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. 32. 1911. p. 43—76.*

1299. — *Die Xenophyophoren des Indischen Ozeans. Ibid. Vol. 32. 1911. p. 245—286.*

1300. **Schewiakoff, Wl.,** *Ueber die karyokinetische Kernteilung der Euglypha alveolata. In: Morph. Jahrb. Vol. 13. 1887—88.*

1301. **Schirch, P.,** *Beiträge zur Kenntnis des Lebenszyklus von Arcella vulgaris und Pelomyxa palustris. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 32. 1914. p. 247.*

1302. **Schlumberger,** *Zahlreiche Arbeiten über Foraminiferen. 1875—1901.*

1303. **Schultze, Max,** *Ueber den Organismus der polythalamen Foraminiferen, nebst Bemerkungen über die Rhizopoden im allgemeinen. 1854.*

1304. **Schultze, Max,** *Beobachtungen über die Fortpflanzung der Polythalamien. In: Arch. Anat. Phys. wiss. Med. von Joh. Müller. Berlin 1856. p. 165.*
1305. — *Die Gattung Cornuspira unter den Monothalamien, und Bemerkungen über die Organisation und Fortpflanzung der Polythalamien. In: Arch. Naturg. Jahrg. 1861. p. 287.*
1306. **Schulze, F. E.,** *Rhizopodenstudien III. In: Arch. mikr. Anat. Vol. 9. 1875. p. 94.*
1307. — *Rhizopodenstudien VI. Ibid. Vol. 13. 1876. p. 9.*
1308. **Staff, H. v.,** *Die Anatomie und Physiologie der Fusulinen. In: Zoologica. Vol. 22. 1910. H. 58. p. 93.*
1309. **Swarzewsky, B.,** *Zur Kenntnis der Allogromia ovoidea (Rh.). In: Arch. f. Protistenk. Vol. 14. 1909. p. 395.*
1310. **Winter, F.,** *Zur Kenntnis der Thalamophoren. I. Untersuchungen über Peneroplis pertusus (Forsk.). In: Arch. f. Protistenk. Vol. 10. 1907. p. 1.*
1311. **Zülzer, M.,** *Beiträge zur Kenntnis der Difflugia urceolata Carter. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 4. p. 240.*

### *VI. Radiolarien.*

1312. **Borgert, A.,** *Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von Aulacantha scolymantha. 1. Teil. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. 14. 1900. p. 203.*
1313. — *Dasselbe. 2. Teil. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 14. 1909. p. 134.*
1314. — *Mehrere Arbeiten über Familien der Tripyleen. In: Ergebn. d. Plankton-expedition. Vol. 3. 1905—1911.*
1315. — *Die nordischen Tripyleenarten. In: Nordisches Plankton. No. 15. Kiel und Leipzig 1901.*
1316. — *Ueber ein paar interessante Protozoenformen aus dem Atlantischen Ozean und einen neuen Kernteilungsmodus bei Radiolarien. In: Proc. 7th intern. zool. Congr. 1912. p. 814.*
1317. — *Die tripyleen Radiolarien der Plankton-Expedition. Atlanticellidae. II. Teil. In: Ergebn. Plankton-Exped. 1913. Vol. 3. L. h. 12. p. 537.*
1318. **Brandt, K.,** *Die koloniebildenden Radiolarien (Sphärozoen) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. In: Fauna u. Flora des Golfs von Neapel. 13. Monographie. 1885.*
1318a. — *Dasselbe. Teil II. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 14. 1909. p. 134—261.*
1319. — *Beiträge zur Kenntnis der Colliden. Ibid. Vol. 1. 1902. p. 59.*
1320. — *Zur Systematik der koloniebildenden Radiolarien. In: Zool. Jahrb. Suppl. Vol. 8. 1905. p. 311.*
1321. **Bütschli, O.,** *Radiolarien. In: Bronns Klassen und Ordnungen. Vol. 1. Protozoa. 1880—82 u. 1887—89.*
1322. — *Beiträge zur Kenntnis der Radiolarienskelette, insbesondere der Cyrtidae. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 36. 1881. p. 685.*
1323. — *Ueber die chemische Natur der Skelettsubstanz der Acantharia. In: Zool. Anz. Vol. 30. 1906. p. 784, und in: Ergebn. d. Deutsch. Südpolarexpedition. Vol. 9. Zool. Vol. 1. 1907. p. 237.*
1324. **Cienkowsky, Z.,** *Ueber Schwärmerbildung bei Radiolarien. In: Arch. f. mikr. Anat. Vol. 7. 1871. p. 372.*
1325. **Dreyer, F.,** *Die Pylombildungen in vergleichend-anatomischer und entwicklungsgeschichtlicher Beziehung. In: Jen. Zeitschr. f. Naturw. Vol. 23. 1889. p. 77.*
1326. — *Die Prinzipien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen. Ibid. Vol. 26. 1892.*
1327. **Fowler, G. H.,** *Notes on the anatomy of Gazelletta. In: Quart. Journ. Micr. Science. Vol. 48. 1904. p. 483.*
1328. **Hartmann, M.,** und **Hammer, E.,** *Untersuchungen über die Fortpflanzung von Radiolarien. In: Sitzungsber. der Ges. naturf. Freunde. Jahrg. 1909. No. 4. p. 228.*
1329. **Haeckel, E.,** *Die Radiolarien. Eine Monographie. I. 1862. II. 1887.*
1330. — *Report on the Radiolaria collected by H. M. S. Challenger. In: Chall. Rep. Zool. Vol. 18. 1887.*
1331. **Häcker, V.,** *Tiefseeradiolarien. In: Wiss. Ergebn. der Deutschen Tiefsee-Exped. a. d. Dampfer „Valdivia". Vol. 14. 1908.*
1332. — *Hierzu 10 vorläufige Mitteilungen, publ. an verschiedenen Orten 1904—1907.*
1333. — *Die Radiolarien in der Variations- und Artbildungslehre. In: Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre. Vol. 1. 1909. H. 1. p. 1.*

1334. **Häcker, V.**, *Vererbungs- und variationstheoretische Einzelfragen. I. Ueber Transversionen. In: Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Vol. 1. 1909. H. 5. p. 461—468.*
1335. — *Ueber Chromosomen und Sporenbildung bei Radiolarien. In: Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1907.*
1336. — *Zur Statik und Entwicklung des Coleographidenskelettes. 8. Mitteilung über die Radiolarien der „Valdivia"-Ausbeute. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 9. 1907.*
1337. **Hertwig, R.**, *Zur Histologie der Radiolarien. Leipzig 1876.*
1338. — *Der Organismus der Radiolarien. Jena 1879.*
1339. **Huth, W.**, *Ueber die Fortpflanzung von Thalassicolla, nebst Bemerkungen zu der Arbeit von Moroff: „Vegetative und reproduktive Erscheinungen bei Thalassicolla" (vorl. Mitt.). In: Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde. 1911. p. 1.*
1340. — *Zur Entwicklungsgeschichte der Thalassicollen. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 30. 1913. p. 1.*
1341. **Immermann, F.**, *Ueber Fremdkörperskelette bei Aulacanthiden. In: Zool. Anz. Vol. 27. 1903. p. 70.*
1342. **Karawaiew, W.**, *Beobachtungen über die Struktur und Vermehrung von Aulacantha scolymantha. In: Zool. Anz. Vol. 18. 1895. p. 286, 293.*
1343. **Moroff, Th.**, *Ueber vegetative und reproduktive Erscheinungen bei Thalassicolla. In: Festschr. z. 60. Geb. R. Hertwigs. Vol. 1. 1910. p. 75. Jena, G. Fischer.*
1344. — und **Stiasny, G.**, *Ueber den Bau und die Fortpflanzung von Acanthometra. In: Centralbl. f. Physiol. Vol. 22. 1908. No. 19.*
1345. — — *Ueber Bau und Entwicklung von Acanthometron pellucidum J. M. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 16. 1909. p. 210—236.*
1346. **Müller, Johannes**, *Ueber die Thalassicollen, Polycystinen und Acanthometren des Mittelmeers. In: Abhdl. K. Akad. d. Wiss. Berlin 1858. p. 1.*
1347. **Popofsky, A.**, *Die Acantharia der Plankton-Expedition. Teil I. Acantharia. In: Ergebn. Plankton-Exp. Vol. 3. 1904.*
1348. — *Die nordischen Acantharien. I. Nord. Plankton. 3. Liefg. Vol. 16. Acantharien. 2. Teil. Nord. Plankton. 6. Liefg. Vol. 16. 1907. Ebenda cf. Borgert, Schröder, Ueber andere Radiolariengruppen.*
1349. — *Die Nassellarien des Warmwassergebietes der Deutschen Südpolar-Expedition 1901—1903. In: Deutsch. Südpol.-Exped. Vol. 14. Zool. Vol. 6. 1913. p. 217.*
1350. **Schewiakoff, W.**, *Beiträge zur Kenntnis der Radiolaria-Acanthometrea. In: Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg. Sér. 8. Vol. 12. 1902.*
1351. **Schouteden, H.**, *La formation des spores chez les Thalassicolla (Radiolaires). In: Ann. de la Soc. Roy. Zool. et Malacologique de Belgique. Vol. 42. 1907.*
1352. **Schröder, O.**, *Eine gestielte Acanthometride (Podactinelius). In: Ergebn. der Deutschen Südpolarexpedition. Vol. 9. Zool. Vol. 1. 1907. p. 225.*
1353. — *Neue Radiolarien (Cytocladus gracilis und Cytocladus major). Ibid. Vol. 9. 1906.*
1354. — *Die tripylcen Radiolarien (Phacodarien) der Deutschen Südpolarexpedition 1901—1903. Ibid. Vol. 14. Zool. Vol. 6. 1913. p. 113.*
1355. **Stiasny, G.**, *Zur Kenntnis der gelben Zellen der Sphaerozoen. In: Biol. Centralbl. Vol. 30. 1910. No. 13.*
1356. — *Ueber die Beziehung der sog. „gelben Zellen" zu den kolonicbildenden Radiolarien. (Ein Versuch.) In: Arch. f. Protistenk. Vol. 19. 1910. p. 144.*

III. Klasse.

## **Sporozoa** Leuckart.

Die Klasse der **Sporozoen** umfaßt diejenigen Protozoen, welche einmal in ihrem Entwicklungskreis sich durch zahlreiche Sprößlinge vermehren, die in einer festen Schale eingehüllt sind und so eine **Spore** darstellen. Diese Art der Fortpflanzung dient der Verbreitung der Art. **Sämtliche Sporozoen sind Parasiten.** In Fällen, wo besondere Anpassungen existieren, z. B. bei Wirtswechsel, kann die Sporenhülle auch fehlen. Die Sporenhülle kann die Sprößlinge in Ein- oder Mehrzahl enthalten. Generationswechsel ist bei den Sporozoen weit verbreitet. Sehr vielfach sind die Sporozoen Zellparasiten, viele dauernd, viele auch nur in den Jugendstadien.

Die Ernährung der Sporozoen erfolgt ausschließlich durch osmotische Aufnahme flüssiger Nahrung.

Die Sporozoen sind außerordentlich weit verbreitet und kommen als Parasiten bei allen Abteilungen der höheren Metazoen vor, vor allem bei Anneliden, Arthropoden, Tunicaten, Mollusken und Vertebraten. Bei manchen Arten findet man an gewissen Oertlichkeiten jedes Exemplar mit Sporozoen infiziert.

Auch diese Klasse des Tierreichs ist nicht als eine Gruppe von einheitlicher Abstammung aufzufassen; sie ist vorläufig noch eine künstlich zusammengestellte Klasse, deren beide Unterklassen offenbar verschiedene Verwandtschaftsbeziehungen haben. Trotzdem sind sie hier nicht getrennt als selbständige Klassen behandelt, da die verschiedene Abstammung noch ganz hypothetisch ist, und das Vorkommen von Zwischenformen nicht ausgeschlossen erscheint. Da sämtliche Angehörige der Klasse Parasiten sind, so sind sie von ihren etwa freilebend existierenden nächsten Verwandten durch eine weite Kluft getrennt.

Meist sind die Sporozoenspecies nur an eine oder wenige Wirtsspecies angepaßt. Sehr ausgebildet ist bei ihnen die verbreitetste Eigenschaft aller Parasiten (auch der metazoischen), eine möglichst große Nachkommenschaft zu erzeugen. Zu diesem Zwecke produzieren sie zahlreiche bewegliche Keime, welche aber in den meisten Fällen in feste Hüllen (Sporen) eingeschlossen sind; denn die Keime müssen meistens den Weg von dem einen Wirtstier zu dem nächsten, welches sie infizieren, durch ein Medium (z. B. Luft, Wasser) zurück-

legen, welches ihnen ohne diesen Schutz tödlich sein würde. Sie erlangen dann ihre Beweglichkeit erst, wenn sie im neuen Wirt die Spore verlassen.

Wie schon oben bemerkt wurde, kann diese Hülle dadurch entbehrlich werden, daß die Keime nie in ein fremdes Medium gelangen, sondern direkt nur aus einem Tier in das andere; dies ist z. B. bei denjenigen Tieren der Fall, welche durch blutsaugende Insekten übertragen werden. Wir sehen also, daß die Keime, ob sie in Sporen eingeschlossen sind oder nicht, den Wirt, in welchem sie entstanden sind, verlassen müssen, um die Art auf einen neuen Wirt zu übertragen. Da sie somit der Verbreitung der Art auf viele Wirte dienen, habe ich die Vermehrungsform, welche sie darstellen, die propagative Fortpflanzung genannt.

Mit ihr pflegt noch eine zweite Form der Vermehrung abzuwechseln, welche oft mit ihr durch Generationswechsel verknüpft ist; diese führt eine Erhöhung der Parasitenzahl in dem gleichen Wirtsindividuum herbei. Ich habe sie daher als multiplikative Fortpflanzung bezeichnet.

Wo diese letztere Fortpflanzungsart eine hohe Ausbildung erlangt hat, da wird das Sporozoon nicht selten aus einem relativ harmlosen Parasiten zum gefährlichen Krankheitserreger. Die große Mehrzahl der Sporozoen scheint jedoch aus relativ harmlosen Parasiten zu bestehen.

Die Ausdrücke propagative und multiplikative Fortpflanzung bezeichnen einen rein biologischen Gegensatz; wir können sie daher bei allen Abteilungen der Sporozoen, wo Entsprechendes vorkommt, anwenden. Die morphologische Erscheinungsweise dagegen ist bei den einzelnen Abteilungen sehr verschieden und verlangt im einzelnen Fall eine besondere Terminologie.

Während die Morphologie der propagativen Fortpflanzung uns ein Mittel zur Charakterisierung der großen Gruppen unter den Sporozoen an die Hand gibt, kann die multiplikative Fortpflanzung selbst bei nahe verwandten Formen sehr abweichende Bilder bieten.

Wir teilen nach Schaudinn die Sporozoen in die Unterklassen der

Telosporidia und

Neosporidia,

von denen die ersteren nur am Ende einer vegetativen Periode ihres Lebenskreises in Keimlinge zerfallen, die letzteren jedoch während der ganzen vegetativen Periode sporulieren können. Wie stets in der Natur, so gibt es auch von diesen Definitionen Ausnahmen.

Zur genauen Identifizierung einer Sporozoenspecies genügt selten ein vegetatives Stadium, obwohl dasselbe bei vielen Gruppen ein sehr charakteristisches Aussehen besitzt. Die besten Anhaltspunkte liefert die propagative Fortpflanzungsperiode, wobei insbesondere die Sporenform und -zahl charakteristisch sind. Doch ist gerade bei den sporenlosen Formen auch die Erscheinungsweise der multiplikativen Fortpflanzung sehr charakteristisch.

Während die Telosporidia offenbar mit Flagellaten näher verwandt sind, zeigen die Neosporidien engere Verwandtschaftsbeziehungen zu Rhizopoden. Hartmann hat diesen differenten Beziehungen dadurch Ausdruck gegeben, daß er die beiden Gruppen als gesonderte Klassen

des Protozoenstammes aufführt. Ein solcher Schritt ist bei dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens nicht notwendig; auch ist er ohne wesentliche praktische Bedeutung.

1. Unterklasse.

## Telosporidia Schaudinn.

Die Telosporidien sind im erwachsenen Zustand sämtlich einkernig, wenn auch bei einzelnen Formen vorübergehend etwas länger andauernde vielkernige Stadien auftreten.

Der Zerfall in Keimlinge erfolgt nur am Ende der vegetativen Periode, und zwar sind diese Keimlinge meist zu mehreren in eine Sporenhülle eingeschlossen. Eine Ausnahme in dieser Beziehung macht die an spezielle Lebensverhältnisse angepaßte Ordnung der Haemosporidia; bei ihnen fehlt die Sporenhülle [1]).

Alle Telosporidien beginnen ihren Lebenskreis in dem neu infizierten Wirt, indem der Keimling — Sporozoit genannt — in eine Zelle oder wenigstens in das Gewebe desselben einwandert. Hier wächst der Sporozoit heran und wird entweder direkt zu einem Geschlechtsindividuum oder nachdem erst eine agame Vermehrung (multiplikative Fortpflanzung) vorausgegangen ist. Wo eine solche vorkommt, kann sie sich mehrere Male wiederholen, ehe geschlechtliche Formen auftreten. Die Befruchtung, welche entweder isogam oder anisogam verlaufen kann, liefert als Resultat eine einkernige Zelle, die Zygote, welche sich mit einer dünneren oder dickeren Cystenwand umgibt. Der Kern der Zygote vermehrt sich durch wiederholte Teilungen (ganz selten bleibt er zunächst einheitlich). Entweder wird die Zygote direkt zur Spore, indem sie sich mit einer festen Hülle umgibt. In ihr können mehrere Sporozoiten sich bilden. Oder die Zygote zerfällt in mehrere Plasmaportionen, deren jede eine weitere Hülle abscheidet und zur Einzelspore wird, innerhalb deren wieder mehrere Sporozoiten durch Teilung des Plasmainhalts entstehen können. Schließlich kann auch die ganze Masse der Zygote, ohne selbst eine Hülle zu bilden, in zahlreiche Keimlinge (Sporozoiten) zerfallen, die nicht in Sporenhüllen eingeschlossen sind.

In den meisten Fällen jedoch bleibt ein Teil von Protoplasma, welcher nicht in die Bildung der Keimlinge (Sporozoiten) aufgeht, als sogenannter Restkörper zurück. Auch hat vor der Befruchtung auf irgendeine Weise eine Reduktion des Kerns der Gameten stattgefunden, was allerdings erst bei wenig Arten einigermaßen sicher nachgewiesen ist.

Wir teilen die Telosporidia in folgende Ordnungen:

Vegetatives Stadium dauernd intracellulär; Befruchtung anisogam, Geschlechtsgeneration dauernd oder vorübergehend intracellulär:
I. Ordnung: **Coccidiomorpha.**

Vegetatives Stadium, wenn überhaupt, nur anfangs intracellulär, erwachsene Tiere extracellulär; Befruchtung anisogam oder isogam, befruchtete Formen stets dauernd extracellulär:
II. Ordnung: **Gregarinida.**

1) Begründung, warum die Hämosporidien in diesem Buch abweichend von neueren systematischen Bestrebungen innerhalb der Gruppe der Telosporidia belassen wurden, folgt unten.

I. Ordnung.

## Coccidiomorpha Doflein.

Während früher Coccidien und Hämosporidien stets als ziemlich voneinander abweichende Gruppen der Sporozoen betrachtet wurden, haben die neueren Entdeckungen ihre nahe Verwandtschaft wahrscheinlich gemacht. Dieselbe wurde besonders von Schaudinn betont. Immerhin hielt auch er noch die Trennung in zwei den Gregariniden gleichgestellte Ordnungen aufrecht.

Ich betrachte sie jedoch nur als Unterordnungen, welche besonders durch die Eigenschaft der Anisogamie, den sehr gleichartigen Generationswechsel und den spezifischen Zellparasitismus sich von den Gregariniden unterscheiden.

Wir haben also folgende Unterordnungen anzuführen:

Sporozoiten in Sporen eingehüllt, Zygote unbeweglich, meiste Stadien intracellulär . . . . . I. Unterordnung: **Coccidia** Leuckart

Sporozoiten stets frei, Zygote als Ookinet beweglich, in neue Zellen oder Gewebe einwandernd:

II. Unterordnung: **Haemosporidia** Danilewski em. Schaudinn.

Neuerdings sollten nach dem Vorschlag von Hartmann die Hämosporidien wieder von den Coccidien abgetrennt und den Flagellaten in der Nachbarschaft der Trypanosomen eingegliedert werden. Da die Tatsachen, welche diese Anordnung begründen sollten, sich nicht bestätigt haben, muß man die Neuerung wieder aufgeben.

1. Unterordnung.

### Coccidia Leuckart.

Die Coccidien sind fast sämtlich Zellschmarotzer, und zwar vorwiegend (vielleicht ausschließlich) Epithelzellschmarotzer[1]). In der Wirtszelle pflegt der eingewanderte Keimling (Sporozoit) heranzuwachsen, bis er dieselbe ausfüllt; infolgedessen stirbt häufig die Wirtszelle ab.

Die Gestalt der Coccidien ist sehr regelmäßig, wechselt allerdings einigermaßen nach dem Stadium, in welchem das Tier sich befindet. Wie immer bei allen Organismen, geht man bei der Schilderung von dem erwachsenen vegetativen Stadium aus. Dasselbe ist kugelig, oval oder ellipsoid geformt; es gibt Formen, welche mehr als dreimal so lang wie breit sind. Anhangsgebilde irgendwelcher Art gibt es nicht außer Fortsätzen am Vorderende, die bei einzelnen Arten vorkommen (vgl. Fig. 810, S. 821); Bewegungsorgane sind gänzlich unbekannt.

Da dieses Stadium sich stets im Innern einer Wirtszelle befindet, also keine Bewegungs- oder Schutzvorrichtungen notwendig sind, so finden wir keine deutliche Differenzierung von Ekto- und Entoplasma. Das Plasma zeigt meist eine fein granulierte Beschaffenheit, auch eine alveoläre Anordnung ist schon im Leben zu erkennen. Denn vielfach sind diese Stadien sehr schön durchsichtig. Entsprechend der osmotischen Ernährungsweise und dem raschen Wachstum, welches keine

1) Extracellulär lebt Eimeria mitraria Lav. u. Mesn., Cryptosporidium muris Tyzzer, auch Orcheobius herpobdellae Schub. u. Kze. ist kein typischer Zellparasit, andere Formen sind erst im ausgewachsenen Zustand intercellulär, s. u.

Anhäufung von Reservekörpern zuläßt, ist das Plasma frei von besonderen Inhaltskörpern.

Ein Kern liegt ungefähr in der Mitte des Körpers; er ist bläschenförmig und enthält einen stark färbbaren zentralen Binnenkörper. Kontraktile Vakuolen kommen nicht vor. Manchmal kommen mehrere Binnenkörper in einem Kern vor. Den Binnenkörper findet man oft als Karyosom bezeichnet. Doch verhält er sich anders als ein solches. Der feinere Bau der Coccidien ist noch ungenügend erforscht. Vor allem scheinen mir alle Angaben über cytologische Verhältnisse, so besonders über Bau und Teilung der Kerne noch sehr unvollkommen zu sein und der Nachprüfung zu bedürfen.

Die Fortpflanzung verläuft bei allen genauer bekannten Arten in der Form eines Generationswechsels zwischen geschlechtlich und ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Stadien. Es empfiehlt sich, den Entwicklungskreis einer typischen Form unseren Betrachtungen zugrunde zu legen.

Wir wählen hierzu die von Schaudinn studierte Eimeria (= Coccidium) Schubergi Schaudinn aus dem Darm von Lithobius forficatus.

Ein Keimling (Sporozoit) wandert in eine Epithelzelle ein (Fig. 806, I u. II) und verändert dort alsbald seine längliche oder sichelförmige Gestalt, indem er rundlich, kugelig wird (Fig. 806, III u. IV). Es folgt seine Wachstumsperiode. Nach kurzer Zeit schon beginnt der Kern des herangewachsenen Coccidiums sich zu teilen, es entsteht ein vielkerniges Stadium (Fig. 806, V u. VI). Dann gliedert sich um jeden Kern ein Teil des Protoplasmas ab; die entstehenden Gebilde ordnen sich rosettenförmig um den zentralen Teil, welcher als Restkörper kernlos zurückbleibt und abstirbt (Fig. 806, VII). Die Teilprodukte sind annähernd keulenförmig gestaltet. Sie sind lebhaft beweglich und wandern aus ihrer Wirtszelle aus, um neue Epithelzellen zu infizieren. Ein Teilsprößling kann nun wieder zur Teilung schreiten, oft ohne erst erheblich heranzuwachsen; dann gibt er nur wenigen neuen Sprößlingen den Ursprung, oder er wächst auch zur vollen Größe heran. Die Wiederholung des Vorganges ist in Fig. 806 durch den von VIII zu II zurückkehrenden Pfeil angedeutet.

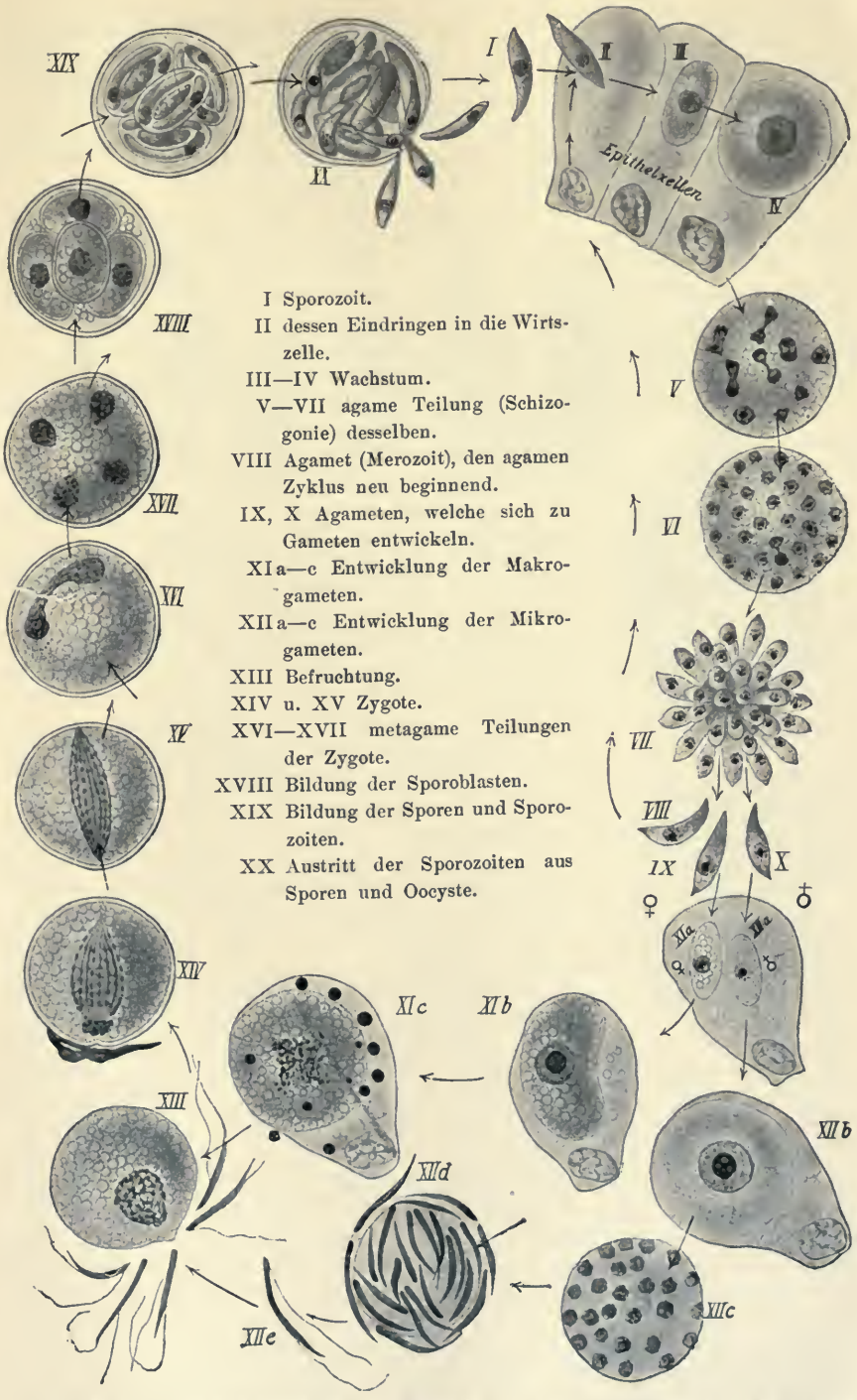
Diese Periode ungeschlechtlicher Vermehrung faßt man unter dem Namen der Agamogonie zusammen; in der Literatur wird sie auch vielfach nach dem Vorbild von Schaudinn als Schizogonie bezeichnet (vgl. S. 224). Sie dient vorwiegend der Autoinfektion im Wirtstier, also der multiplikativen Fortpflanzung[1]). Mit der Agamogonie wechselt aber eine zweite Art der Fortpflanzung regelmäßig ab; denn die Agamogonie kehrt im gleichen Zeugungskreis nicht unbeschränkt häufig wieder.

Hat sich die Agamogonie einigemale wiederholt, so scheint die Teilungskraft des Individuums aus irgendwelchen Gründen erschöpft zu sein; es würde absterben, wenn nicht die Erhaltung der Art durch die Befruchtung gesichert wäre.

Bei den Coccidien führt zu dem bezeichneten Ziel die Ausbildung eines geschlechtlichen Dimorphismus. Die zunächst unge-

---

1) Da die Vermehrung der ungeschleehtlichen Individuen aueh sehließlich zu einer Vermehrung der resultierenden Sporen führt, so dient die Agamogonie natürlieh indirekt auch der Erhaltung der Art.




I Sporozoit.
II dessen Eindringen in die Wirtszelle.
III—IV Wachstum.
V—VII agame Teilung (Schizogonie) desselben.
VIII Agamet (Merozoit), den agamen Zyklus neu beginnend.
IX, X Agameten, welche sich zu Gameten entwickeln.
XIa—c Entwicklung der Makrogameten.
XIIa—c Entwicklung der Mikrogameten.
XIII Befruchtung.
XIV u. XV Zygote.
XVI—XVII metagame Teilungen der Zygote.
XVIII Bildung der Sporoblasten.
XIX Bildung der Sporen und Sporozoiten.
XX Austritt der Sporozoiten aus Sporen und Oocyste.

Fig. 806. Entwicklungskreis von Eimeria (= Coccidium) Schubergi. (Aus Lang nach Schaudinn.)

schlechtlichen Teilprodukte von Individuen, deren Fähigkeit zu Agamogonie erschöpft ist, können ein zweifaches Schicksal haben. Sie wachsen abermals zu ziemlich ansehnlichen Gebilden heran, aber die einen von diesen sind undurchsichtig, enthalten reichlich Reservestoffe, während die anderen ein reines, dicht gefügtes Plasma besitzen, (Fig. 806, XI a, XI b, XII a, XII b). Die ersteren bezeichnet man als Makrogametocyten, die letzteren als Mikrogametocyten.

Die ersteren werden zu den weiblichen Gameten, indem angeblich der Kern seine Substanz durch Ausstoßung des Binnenkörpers reduziert. Die letzteren werden durch einen merkwürdigen multiplen Kernteilungsprozeß (?) vielkernig. Jeder von den zahlreichen Kernen rückt an die Oberfläche, sammelt um sich eine Portion von Plasma, diese Plasmaportionen schnüren sich als kleine sichelförmige Körperchen ab, während der größere Teil des Zellplasmas als Restkörper in der Mitte zurückbleibt. Auch bei der Entstehung dieser männlichen Gameten, welche alsbald zwei Geißeln bilden, mit welchen sie sich lebhaft bewegen, auch geht der Binnenkörper verloren (Fig. 806 XIc, XIIc und d).

Fig. 807. Barrouxia Schneideri. Befruchtung (zwei Mikrogameten eingedrungen). Vergr. 1200. (Nach Schellack und Reichenow.)

Wir sehen also zwei Arten von Gameten entstehen, welche sich schon durch ihre Größe erheblich voneinander unterscheiden (Fig. 806, XIII). Dieser Größenunterschied hat auch die Benennungen verursacht, indem die großen (weiblichen) als Makrogameten, die kleinen (männlichen) als Mikrogameten bezeichnet werden.

In derselben Weise nun, wie zwischen Ei und Spermatozoon bei den Metazoen, erfolgt bei den Coccidien die Kopulation von Makro- und Mikrogamet, deren Resultat die Befruchtung ist.

Sobald nämlich die Mikrogameten frei geworden sind und ihre Geißeln zu bewegen vermögen, folgen sie den Anziehungskräften der Makrogameten und suchen dieselben auf. Der Mikrogamet dringt in den Makrogameten ein (Fig. 806, XIV); sowie ein solcher eingedrungen ist, umgibt sich sofort der Makrogamet mit einer festen Hülle, welche jeden weiteren Mikrogameten am Eindringen verhindert. Darauf vereinigen sich die Kerne des männlichen und weiblichen Elementes, und wir bezeichnen den befruchteten Makrogameten als Zygote; vielfach verwendet man auch statt dessen speziell für Coccidien den Ausdruck Oocyste, da sie sich bei ihnen mit einer festen Cystenhülle umgibt (Fig. 806, XV).

Der Kern des Makrogameten nimmt vor Befruchtung eine spindelförmige Gestalt an und streckt sein eines spitzes Ende der Stelle entgegen, wo der Mikrogamet eindringt. An dieser Stelle erfolgt auch die Vereinigung der beiden Gametenkerne (Fig. 807).

Die Oocyste bildet den Ausgangspunkt für die propagative Fortpflanzung, indem in ihr (durch metagame Teilungsvorgänge) die Sporen gebildet werden. Man bezeichnet den Vorgang der Sporenbildung auch als Sporogonie und stellt damit die an die Befruchtung anschließende Fortpflanzungsform im Gegensatz zur ungeschlechtlichen Schizogonie.

Wie bei den meisten Coccidien wird die encystierte Zygote (die Oocyste) bei der Art E. Schubergi mit dem Kot des Wirtes entleert, und die Sporogonie erfolgt erst in der freien Natur.

Sie läuft folgendermaßen ab: Der Kern der Zygote teilt sich erst in zwei Tochterkerne, dann diese noch einmal, so daß vier Kerne entstehen (Fig. 806, XVI u. XVII). Diese verteilen sich regelmäßig im

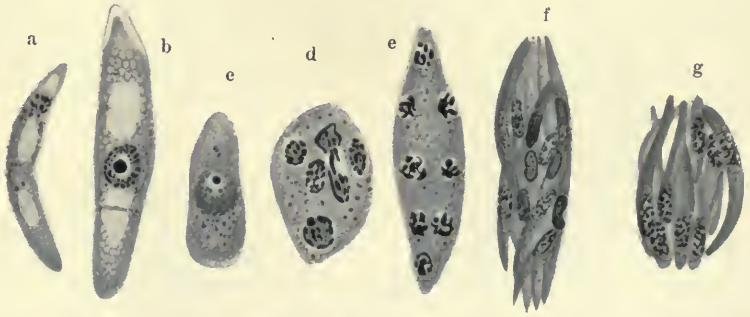



Fig. 808 a—g. Adelina dimidiata A. Schn. a Freier Sporozoit, b heranwachsender Schizont, c Schizont, d und e Kernvermehrung bei der Merogonie, f und g Merozoitenbündel. Vergr. 1400. (Nach Schellack.)

Plasma der Zygote, das letztere zerfällt in vier gleiche Teile; diese werden Sporoblasten (Fig. 806, XVIII) genannt, da sie sich mit einer festen Schale umgeben und zu den Sporen[1]) werden (Fig. 806, XIX). Die Hülle ist so hart und undurchlässig, daß die Sporen mit dem Kote des Wirtstieres austrocknen können, ohne ihre Lebensfähigkeit zu verlieren.

Jede der vier Sporen enthält also zunächst einen Kern; er teilt sich alsbald in zwei Tochterkerne, und das Plasma der Spore zerfällt in zwei sichelförmige Keime, wobei ein großer Restkörper zurückbleibt (Fig. 806, XIX).

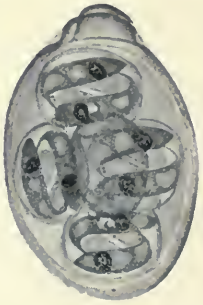
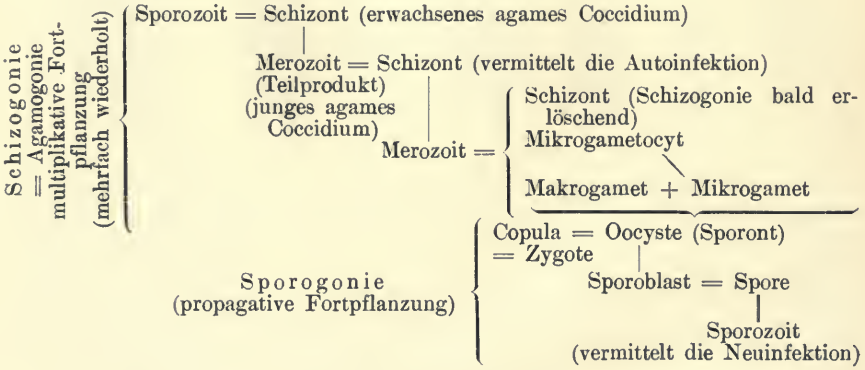


Fig. 809. Adelina dimidiata A. Schn. Oocyste, kombiniert nach Abbildungen von Schellack. Oben rechts Rest der Mikrogametocyten. Vergr. 1400.

Diese sichelförmigen Keime oder Sporozoiten kriechen aus der Spore aus, wenn diese nach einer gewissen Zwischenzeit in den Darm des richtigen Wirtes gelangt und dort unter dem Einfluß der Darmsäfte platzt (Fig. 806, XX). Die Sporozoiten bohren sich dann in die Epithelzellen des Darmes ein, und der Kreislauf beginnt von neuem; denn mit diesem Stadium ist der Entwicklungskreis oder Zeugungskreis der Art geschlossen. Bei den Coccidien scheinen die Sporozoiten ganz regelmäßig einen endständigen Kern und große Klumpen von „wachsähnlichen" Reservestoffen zu enthalten; letztere werden beim Wachstum rasch verbraucht.

1) Für Sporen der Coccidien hat man auch die Bezeichnung Sporocysten angewandt. Da diese aber schon für gewisse Stadien von Trematoden vergeben ist, so habe ich keinen Gebrauch davon gemacht. Ich halte eine besondere Bezeichnung für die Sporen der Coccidien nicht für nötig.

Wir schließen noch eine Uebersicht der Entwicklung nach Lühe (mit Abänderungen) hier an, welche sehr geeignet ist, um die Beziehungen der einzelnen Stadien zueinander mit einem Blick zu übersehen. Zugleich gibt sie die wichtigsten in der Literatur für Entwicklungsstadien von Coccidien angewandten Bezeichnungen. Die senkrecht untereinander gestellten Stadien, durch einen Strich verbunden, sind durch Vermehrung, die nebeneinander stehenden, durch zwei Striche verbunden, sind durch Wachstum oder Umwandlung auseinander hervorgegangen. Wir führen diese etwas umständliche Terminologie hier an, um etwaige Beschäftigung mit den Spezialarbeiten zu erleichtern. Im übrigen vergleiche man für die Terminologie S. 243.




Die Stadien der Agamogonie kannte man zwar schon lange, aber man hielt sie für besondere Arten, welche in die Gattungen Eimeria, Pfeifferella usw. eingereiht wurden. Bei den Synonymieangaben, in der Aufzählung von Vertretern der Coccidien S. 827 ff. sind die Benennungen dieser Stadien immer unter Voraussetzung von (Schiz.) = Schizogonie aufgeführt.

Bei den verschiedenen Gattungen und Familien der Coccidien kommen erhebliche Abweichungen von dem als Typus dargestellten Zeugungskreis von Eimeria Schubergi vor. Dieselben beziehen sich vor allem auf folgende Punkte:

1) Geschlechtlicher Dimorphismus der Agameten ist für eine Anzahl von Formen angegeben (vgl. unten Cyclospora). Nur bei dieser Form kann er nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse noch angenommen werden. Bei allen anderen Arten, bei denen ein Vorkommen zweier geschlechtlich verschiedener Agametentypen behauptet worden war, haben neue Forschungen nachgewiesen, daß es sich um irrtümliche Vereinigung von Stadien verschiedener Arten in einen konstruierten Zeugungskreis handelte (vgl. Reichenow und Schellack).

2) Komplikation bei der Entwicklung der Mikrogameten und der Teilung der Agameten, indem jedes Individuum in eine Anzahl von Sekundärindividuen zerfällt, welche erst die definitiven Teilungsprodukte erzeugen, während die Bildung der Makrogameten dem üblichen Typus entspricht (vgl. unten Caryotropha S. 852).

3) Die Reduktionsvorgänge an den Kernen der Gametocyten erfolgen in verschiedener Weise und zu verschiedenen Zeit-

punkten. Doch sind viele Angaben über solche mit Zweifel zu betrachten.

4) Im Gegensatz zu den übrigen Coccidien geht bei den Adeleiden (s. u. S. 860) der Befruchtung eine oft frühzeitige Syzygienbildung von Makro- und Mikrogametocyt voran (Fig. 810). Bei der Reifung bildet der letztere nur 4 Mikrogameten, welche bei mehreren

Fig. 810.

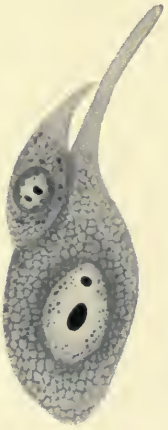


Fig. 811.

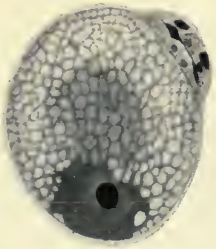


Fig. 810. Adelina dimidiata A. Schn. Syzygie. Vergr. 1400. (Nach Schellack.)

Fig. 811. Adelina dimidiata A. Schn. Syzygie. Mikrogametocyt mit Kernteilungen. Vergr. 1400. (Nach Schellack.)

Gattungen geißellos sind (Fig. 811). Die Syzygienbildung stellt mindestens eine interessante Konvergenzerscheinung zu den Verhältnissen bei den Gregarinen dar.

5) Der Zeitpunkt, in welchem sich die Cystenhülle des Makrogameten bildet (ob vor oder nach der Befruchtung) die Bildungsweise der Sporen, die Zahl derselben und die Zahl der von ihnen

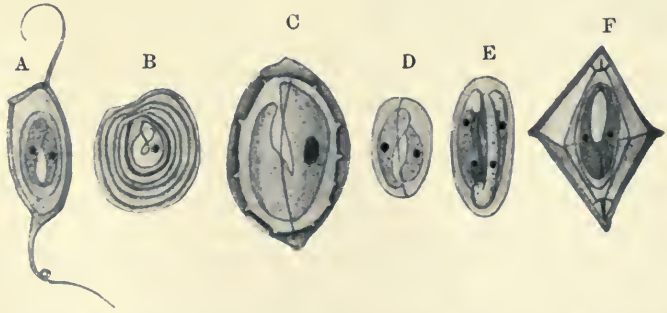



Fig. 812 A—F. Verschiedene Sporenformen bei Coccidien. A Minchinia chitonis Lank. B Diaspora hydatidea Léger. C Echinospora Labbéi Léger. D Goussia motellae Labbé. E Diplospora Lieberkühni Labbé. F Crystallospora crystalloides Thél. (Im Anschluß an Minchin nach Labbé und Léger [Fig. A u. C].)

umschlossenen Sporozoiten, das Vorhandensein oder Fehlen eines Restkörpers in Oocyste und Spore und schließlich die Oeffnungsweise der letzteren bilden Merkmale für die Unterscheidung von Gattungen, Untergattungen und Arten.

Die Dauer des gesamten Zeugungskreises eines Coccidiums ist relativ lang. So ist bei Infektionsversuchen nachgewiesen worden,

daß vom Tage der Fütterung des Wirtstieres bis zum ersten Auftreten fertiger Cysten ca. 50 Tage verstreichen können, so bei Adelina dimidiata nach Schellack und Reichenow.

Alle Coccidien ernähren sich auf osmotischem Wege, indem sie die Säfte der befallenen Zelle aufsaugen und verwenden. Die Einzelheiten dieses Vorganges sind mit unserer gegenwärtigen Technik nicht zu verfolgen. Bei einigen Formen soll das Vorderende, das dann besonders ausgebildet ist, die Hauptrolle bei der Stoffaufnahme spielen. Jedes einzelne Stadium wächst auf Kosten der befallenen Zelle heran, und je größer das Coccidium wird, desto mehr nimmt der Zellleib der befallenen Zelle an Masse ab, bis er schließlich ganz zusammengedrängt ist, und auch der Kern degeneriert. Das Plasma war schon vorher allmählich geschädigt, und zwar, wie es scheint, meist in der Form der fettigen Degeneration.

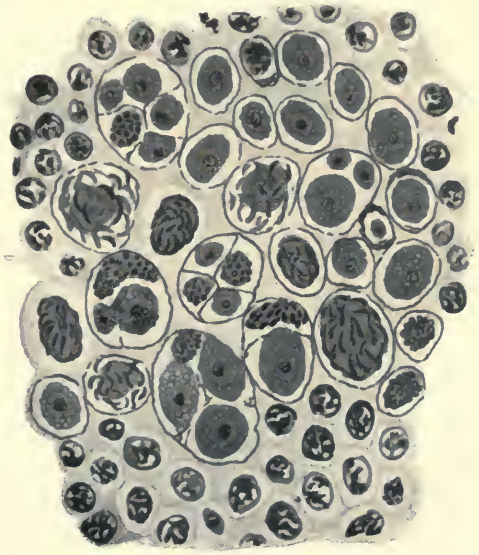


Fig. 813. Darmepithel des Maulwurfs, Flächenansicht mit den zahlreichen, durch Cyclospora caryolytica infizierten resp. zerstörten Zellen. (Nach Schaudinn.)

Besonders die rasch aufeinanderfolgenden, schnell und stark wachsenden agamen Generationen schädigen in dieser Weise den Körper des befallenen Wirts sehr. Auf ihnen beruht auch die pathologische Bedeutung der Coccidien. Wenn sie in hinreichend großer Zahl vorhanden sind, vermögen sie das Gewebe des befallenen Organs so gründlich zu zerstören, daß schwere Erkrankungen und selbst der Tod eintreten können. Da die Sporen meist bald infektionsfähig sind, so kann sich die Coccidiose sehr rasch in einer Herde von empfänglichen Tieren verbreiten, wobei es zu einem massenhaften Sterben derselben kommen kann.

Was nun die Verbreitung der Coccidien im Wirt anlangt, so können sie in den verschiedensten Organen vorkommen. In den meisten Fällen scheinen sie sich allerdings, wie schon erwähnt, auf Epithelzellen zu beschränken; eine größere Anzahl von Arten bewohnt auch rote und weiße Blutzellen von Wirbeltieren.

Man hat sie deshalb sogar direkt als monophage (vgl. S. 314) Zellparasiten bezeichnet, was aber nicht ganz zutrifft, schon deswegen nicht, weil es gelegentlich vorkommt, daß eine Coccidienart in einer anderen schmarotzt.

Die meisten Formen sind bisher in den Epithelien des Darmes und seiner Anhangsorgane gefunden worden. Man findet sie in der Darmwand, aber auch sonst in der Schleimhaut des ganzen Magendarmsystems (Mundhöhle, Kehlkopf, Nase, Rachen, Speiseröhre, Magen, Darm in seinen sämtlichen Teilen). Sehr häufig sind Leber- und

Gallengänge befallen, bei Insekten die Malpighischen Gefäße und der Fettkörper. Die Milz wird selten infiziert, häufig jedoch die Niere und der Hoden. Im letzteren Fall ist auch das Vas deferens den Angriffen des Schmarotzers ausgesetzt.

Nach einigen Angaben kommen die Coccidien auch in der Haut, in der Muskulatur, im Bindegewebe, im Mesenterium und den Mesenterialdrüsen vor. Sie würden also nicht als ganz obligatorische Epithelzellparasiten zu bezeichnen sein.

Wenige Formen sind extracellulär während ihres ganzen Lebens oder während der wichtigsten Teile desselben: Cryptosporidium muris Tyzzer, Eimeria mitraria Lav. u. Mesn. und Orcheobius herpobdellae (Kunze). Das ändert natürlich nichts an dem Gesamtcharakter der Ordnung, welche fast ausschließlich von Zellschmarotzern gebildet wird.

Coccidien sind bisher gefunden worden in: Würmern, Myriopoden, Insekten, Mollusken, Fischen, Amphibien, Reptilien, Vögeln, Säugetieren, auch im Menschen.

Die rasch wachsenden, lebhaft im Wirt durch Schizogonie sich vermehrenden Coccidien sind sehr gefährliche Parasiten. Indem sie das ganze Epithel eines Organs oder mehrere, ja zahlreiche Organsysteme eines Tieres überschwemmen, können sie so zahlreiche Zellen zerstören, daß schwere Erkrankungen entstehen. In allen diesen Fällen handelt es sich um Hypertrophie und nachfolgende Degenerationen der Zellen.

Welch schwere Erkrankungen durch solche Gewebedefekte herbeigeführt werden können, dafür sind die Coccidiosen der Kaninchen, Menschen, Rinder (rote Ruhr, S. 842), der Maulwürfe, Gänse etc. wichtige Beispiele. Es ist wohl kaum nötig, hervorzuheben, daß wahrscheinlich in allen diesen Fällen, außer durch Gewebeverletzungen die Wirte durch Stoffwechselprodukte der Coccidien geschädigt werden.

Die Infektion mit Coccidien führt manchmal zu regenerativen und hyperregenerativen Wucherungsprozessen im Gewebe, welche früher manchmal zu Vergleichen mit den Gewebewucherungen in bösartigen Geschwülsten veranlaßt haben. Doch sind solche Wucherungen nie sehr weitgehend und kommen meist bald zum Stillstand.

Ueberhaupt sind den Coccidiosen für ihre pathogene Wirkung relativ enge Grenzen natürlicher Art gesetzt. Ist die Infektion nicht so intensiv, daß sie durch schwere Erkrankung den raschen Tod des betroffenen Individuums veranlaßt, so nehmen die Krankheitserscheinungen bald an Intensität ab, indem die Coccidien nach einer Anzahl von agamen Generationen zur Gametenbildung, Befruchtung und darauf zur Bildung der Sporen übergehen. Letztere werden meist bald aus dem Körper entleert; aber auch wenn dies nicht der Fall ist, so sind sie als Ruhestadien inaktiv und ohne weiteren schädigenden Einfluß auf den Wirt. Indem allmählich alle Coccidien gleichen Ursprunges und relativen Alters diese Phase durchmachen, kann — wenn keine neue Infektion hindernd dazwischentritt — natürliche Heilung auf einfachste Weise erfolgen.

Akute Infektionen, bei denen die Krankheitserscheinungen und die Ausscheidung großer Massen von Cysten im Kot nur kurze Zeit dauern, sind beobachtet bei Eimeria Stiedae, Schubergi, falciforme und avium; chronische Infektionen, bei denen monatelang in den Faeces der befallenen Tiere Cysten in Menge aus-

geschieden werden, sind für Adelina dimidiata und Barrouxia Schneideri angegeben worden (Schellack und Reichenow).

Natürlich kommen Mehrfachinfektionen stets sehr leicht vor. Aber in jenen erstgenannten Fällen wird ihre Wirkung scheinbar durch Immunität der befallenen Tiere abgeschwächt, während eine solche in der zweiten Gruppe von Fällen nicht eintritt oder doch keine wesentliche Rolle spielt.

Ahnlich wie die meisten Gregarinen beschränken sich die meisten Coccidien auf den Darm, seine Anhangsorgane oder die nächstbenachbarten Gebiete des Körpers. Die Infektion neuer Wirte wird durch die Nahrungsaufnahme vermittelt, und das hat bei unkompliziertem Verlauf der Infektionserscheinungen die Beschränkung auf jene Regionen zur Folge.

Schon in der vorigen Auflage dieses Werkes wies ich auf die Tatsache hin, daß manche Coccidien sich auch gelegentlich im Blut ihrer Wirte finden. So ist bekannt, daß Isospora Lieberkühni die Blutbahn zur Ausbreitung über die verschiedenen Organe des Wirtes vom Darm aus benützt.

Es wäre sehr erstaunlich, wenn Coccidien nicht auch in den Blutzellen gefunden würden. Und in der Tat, man findet in den Leukocyten verschiedener Tiere nicht selten Gebilde, welche sehr an solche Coccidienstadien erinnern. In manchen Fällen sind das Stadien, welche von den Phagocyten gefressen wurden, in anderen handelt es sich um Parasiten, welche ähnlich, wie wir das früher von den Leishmanien (S. 506 und 553) kennen lernten, die Schutzkräfte selbst der Phagocyten zu übertrumpfen vermochten und deren spezifische Parasiten geworden sind. Dazu gehören die Leukocytogregarinen (S. 874) und wahrscheinlich auch die Leukocytozoen (S. 854).

Aber auch die roten Blutzellen werden von zu den Coccidien gehörigen Parasiten befallen. Die bisher nicht als besondere systematische Gruppe abgesonderten Hämogregarinen sind echte Coccidien (vgl. S. 867). Sie lassen ihre Natur als sekundäre Blutparasiten vielleicht auch daran erkennen, daß sie ihre Vermehrungsstadien meist in den inneren Organen ihrer Wirte durchmachen.

Die Coccidiennatur dieser Formen ist stets wenigstens in gewissen Stadien an dem Besitz fester Hüllen erkennbar. Von ähnlichen Formen wären eventuell die Hämosporidien abzuleiten, welche durch weitergehende Anpassung an den Parasitismus die Fähigkeit zur Hüllenbildung und dadurch das allgemeinste Kennzeichen der Sporozoennatur eingebüßt haben.

Die Coccidien sind jedenfalls über die ganze Erde verbreitet, doch sind sie bisher hauptsächlich in Europa, neuerdings auch vielfach in Amerika, Asien, Australien und Afrika beobachtet worden.

Es ist eine nicht geringe Zahl von Coccidien, welche in den Blutkörperchen von Wirbeltieren nachgewiesen wurden. Man hat sie in etwa 200 Wirbeltierarten gefunden, meist in Reptilien, doch auch in Fischen, Amphibien, Vögeln und Säugetieren. Meist bewohnen sie die roten Blutkörperchen, manche auch die Leukocyten, so vor allem viele der Säugetierparasiten. Sie sind bei der Uebertragung auf die Wirbeltierwirte wie die Blutparasiten aus anderen Gruppen des Tierreichs auf die Mitwirkung von blutsaugenden Würmern und Arthropoden angewiesen. So ist bei ihnen ein regelmäßiger Wirtswechsel vorhanden, welcher mit dem Generationswechsel gesetzmäßig verknüpft

ist. Diese Coccidien, deren Entwicklungsgeschichte auf diese Weise eine besondere Komplikation erreichte, faßte man früher als besondere Gruppe der Sporozoen unter dem Namen der Hämogregarinen zusammen. Erst neue Forschungen haben gezeigt, daß sie zu den echten Coccidien, und zwar meist zu den Adeleiden gehören. Sie sind unten zusammenfassend dargestellt, aber an der ihnen zukommenden Stelle des Systems aufgeführt.

Möglicherweise sind die Hämogregarinen von Darmcoccidien abzuleiten. Bei einigen Formen, wie den Schlangenhämogregarinen, welche S. 870 erwähnt sind, und bei Lankesterella ist es nicht ausgeschlossen, daß ihre Oocysten wieder in den Darm des Wirtes gelangen und durch diesen entleert werden, so daß ein Wirtswechsel bei ihnen fehlen würde.

Der Wirtswechsel der Hämogregarinen und das Vorkommen eines Ookineten bei Caryolysus deuten uns wenigstens den Weg an, den wir für die Abstammung der Hämosporidien vermuten dürfen. Jene Formen sind nun allerdings Adeleiden, während wir die niederen Hämosporidien, die Hämoproteiden, eher mit Eimeriden in Verbindung bringen müssen.

Ferner ist eine bei den Coccidien zu beobachtende Tendenz zur Rückbildung der Sporenschalen hervorzuheben. So enthalten Legerella, Dobellia schalenlose Sporozoiten in der Oocyste als normalen Befund. Bei Caryospora simplex, Orcheobius herpobdellae und Adelea dimidiata coccidioides treten oft als Ausnahme sporenlose Oocysten auf. Wir haben hierin sicher eine Konvergenz mit dem Verhalten der Hämosporidien zu erblicken.

Eine weitere Gruppe, welche bisher noch keine sichere Stellung im System hatte, sind die Aggregatidae. Infolge falscher Auffassung gewisser Stadien wurden sie eine Zeitlang den Gregarinen zugeordnet. Sie sind als Coccidien vom Typus der Eimeridae erkannt worden, von deren übrigen Unterfamilien sie sich dadurch unterscheiden, daß auch bei ihnen Wirtswechsel vorkommt. Da sie Darmparasiten sind, so erfolgt die Uebertragung auf beide Wirte durch die Nahrungsaufnahme. Krebse sind die Zwischenwirte, welche die agame Generation beherbergen, die aus Sporen hervorgeht, welche die schlammfressenden Krebse mit dem Kot von Tintenfischen aufnehmen. Letztere sind Krebsfresser. Die Parasiten geraten mit den Organen der Krebse in ihren Magen. So bedürfen sie keiner schützenden Hülle, die sie vor den Unbilden der Außenwelt schützt. Es sind nackte, geschlechtlich differenzierte Schizonten, welche die Infektion der Tintenfische vermitteln. Hier sehen wir also bei typischen Coccidien den Mangel von Hüllen bei den Infektionsstadien, wie er in anderer Weise bei den Hämosporidien wiederkehrt.

Wir teilen die Unterordnung der Coccidien in folgender Weise ein:

Die ganze Gruppe zerfällt in zwei Familien:

1. Eimeridae Léger em.

Diese Formen sind ausgezeichnet durch die Bildung zahlreicher unbegeißelter Mikrogameten aus einem Mikrogametocyten; Kopulation ohne vorausgehende Syzygienbildung der Gametocyten.

2. Adeleidae Léger em.

Formen mit in der Regel wenig (4) Mikrogameten, welche geißellos sind; selten mit viel Mikrogameten, die aus einem Mikrogameto-

cyten entstehen. Stets vor der Kopulation Syzygienbildung je eines ♂ und ♀ Gametocyten in mehr oder weniger jugendlichem Stadium.

Mir scheint die von Lühe und Léger betonte Wichtigkeit der Kopulationsweise für die Systematik tatsächlich von Bedeutung zu sein. Nicht nur daß auch in anderer Beziehung einander nahestehende Gattungen bei Berücksichtigung dieses Merkmals miteinander vereinigt werden, es sind auch die Gregarinen in ihrer Gesamtheit durch eine ähnliche Kopulationsvorbereitung wie die Adeleiden ausgezeichnet.

Die Familien teile ich in eine Anzahl Unterfamilien; deren Bezeichnungen gehen meist auf Léger zurück, der ihnen aber den Rang von Familien gab. Nach Léger sind sie meist nur durch die Zahl der Sporen und der Sporozoiten in diesen gekennzeichnet. Diese Merkmale sind zwar etwas schwankend und wohl kaum von grundlegender Bedeutung; immerhin scheinen sie mit sonstigen gemeinsamen Merkmalen der Arten ziemlich konstant sich zu vereinigen und geben vor allem für die unteren Kategorien des Systems einen guten Ueberblick.

Ich habe versucht, im nachfolgenden Abschnitt die Unterfamilien zum Teil auch auf sonstige Merkmale zu begründen.

Die Eimeriden zerfallen nach unseren heutigen Kenntnissen in 10, die Adeleiden in 4 Unterfamilien. Genauere Erforschung der Gattungen wird wohl mit der Zeit ein neues System herbeiführen, in welchem eine geringere Anzahl von Unterfamilien unterschieden werden können.

Vorläufig gliedert sich das System folgendermaßen:

Unterordnung: **Coccidia.**

1. Familie: **Eimeridae** Léger em.

1. Unterfamilie: Cryptosporinae Léger em.
2. „ Cyclosporinae „ „
3. „ Caryosporinae „ „
4. „ Isosporinae „ „
5. „ Eimerinae „ „
6. „ Barrouxinae „ „
7. „ Caryotrophinae „ „
8. „ Angeiocystinae „ „
9. „ Leucocytozoinae n. sbfm.
10. „ Aggregatinae „ „

2. Familie: **Adeleidae** Léger em.

1. Unterfamilie: Legerellinae Lég. em.
2. „ Adeleinae Lég. em.
3. „ Haemogregarininae Lég. em.
4. „ Dobellinae Ikedo em.

1. Familie: **Eimeridae** Léger em.

Die Eimeriden sind Coccidien mit ungefähr gleich großen Makro- und Mikrogametocyten, welche getrennt voneinander reifen, keine Syzygien vor der Kopulation bilden; je ein Mikrogametocyt bringt zahlreiche Mikrogameten hervor, welche sich mit Hilfe von zwei freien Geißeln bewegen. Die Agameten zerfallen direkt in die jungen

Agameten, die Mikrogametocyten direkt in die Mikrogameten (vgl. dagegen unten die Unterfamilie Caryotrophidae).

Die typische Entwicklungsgeschichte einer Art dieser Familie ist oben für Eimeria (Coccidium) Schubergi Sch. angegeben worden.

Wir erwähnen folgende Gattungen und Arten:

### 1. Unterfamilie: **Cryptosporinae.**

### Gattung: **Cryptosporidium** Tyzzer.

**Cryptosporidium muris** Tyzzer.

1908 Tyzzer, E., A Sporozoan found in the peptic glands of the common mouse. In: Proc. Soc. f. exp. Biol. and Med. Vol. 5. No. 1. p. 12.

1910 Tyzzer, E., An extracellular Coccidium, Cryptosporidium muris of the gastric glands of the common mouse. In: Journ. med. Research. Vol. 23. No. 3. p. 87.

Diese Form verdient unser Interesse vor allem wegen ihrer extracellulären Lebensweise; sie macht alle Stadien am Drüsenepithel der Magendrüsen der Hausmaus durch. Die Gattung ist definiert dadurch, daß eine Sporenhülle fehlt oder sich der Oocystenhülle dicht anlegt, so daß man nur eine einzige Spore mit 4 Sporozoiten unterscheiden kann. Die Agameten messen 7 auf 6 μ. Sie zerfallen in 8 Sprößlinge. Die Mikrogametocyten erzeugen 16 fadenförmige Mikrogameten. Der stark granulierte, auch Paraglykogen enthaltende Makrogamet wandelt sich nach der Befruchtung in die 7 auf 5 μ messende Oocyste mit ihren 4 Sporozoiten um. Letztere sind gebogen und messen 12—14 μ. Da die Sporen sich im Magen noch öffnen können, findet bei dieser Art wohl Autoinfektion durch Sporen statt.

Die Art ist in weiter Verbreitung, jedoch nur bei den zahmen Varietäten der Hausmaus nachgewiesen worden (Tanzmaus, weiße Mäuse etc.).

### 2. Unterfamilie: **Cyclosporinae.**

### Gattung: **Cyclospora** Aimé Schneider.

Bei dieser Gattung finden sich in der reifen Oocyste 2 Sporen mit nur je 2 Sporozoiten. Der Makrogamet umgibt sich erst nach der Befruchtung mit einer Hülle. Die Sporen sind oval oder spindelförmig, ihre Schale besteht aus zwei Klappen. Besonders charakteristisch ist der Dimorphismus der Agameten; es lassen sich männliche und weibliche Agameten unterscheiden.

**Cyclospora caryolytica** Schaudinn.

1902 Schaudinn, Studien über krankheitserregende Protozoen. I. Cyclospora caryolytica, der Erreger der perniziösen Enteritis des Maulwurfs. In: Arb. Kais. Gesundheitsamt. Vol. 18. p. 378.

Die typische Art der Gattung Cyclospora glomericola Ai. Schneider aus dem Darm des Myriopoden Glomeris sp. aus Südfrankreich ist noch wenig erforscht.

Um so genauer ist durch Schaudinn C. caryolytica bekannt geworden, welche als Zellkernparasit in den Darmepithelzellen des Maulwurfs vorkommt. Bei ihr ist von besonderem Interesse der ausgesprochene sexuelle Dimorphismus der Agameten. Die aus den

Sporozoiten entstehenden Individuen lassen während des Wachstums bald Unterschiede erkennen, welche uns erlauben, die einen von ihnen als männliche, die anderen als weibliche Agameten zu bezeichnen (vgl. hierzu auch S. 222 u. 820).

Die männlichen Agameten wachsen relativ langsam und speichern in ihrem Plasma zahlreiche stark lichtbrechende Körner auf. Der

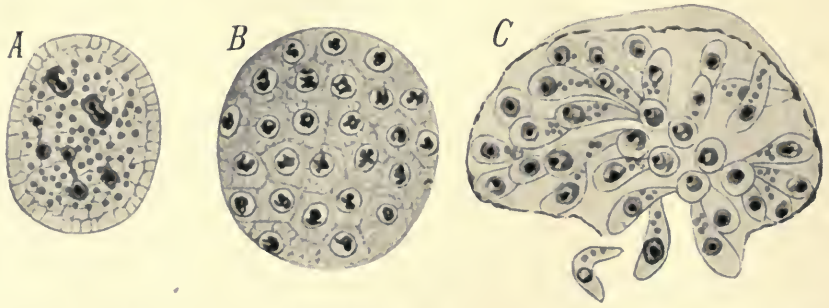



Fig. 814 A—C. Cyclospora caryolytica Schaudinn. A Männlicher Agamet, dessen Kern schon Teilungen durchmacht. B u. C Fortpflanzung durch multiple Teilung. In C noch der Rest der Kernmembran des infizierten Kerns sichtbar. (Nach Schaudinn.)

Kern vermehrt sich durch Mitose, und es erfolgt eine Teilung nach Art einer superfiziellen Furchung, indem die entstehenden jungen Agameten sich nicht über die Oberfläche des Muttertieres vorwölben. Bei der Trennung der Sprößlinge bleibt kein Restkörper zurück (Fig. 814). Die jungen ♂ Agameten haben eine gedrungene Form, der Kern liegt im vorderen Drittel des Körpers, während jedes Individuum im

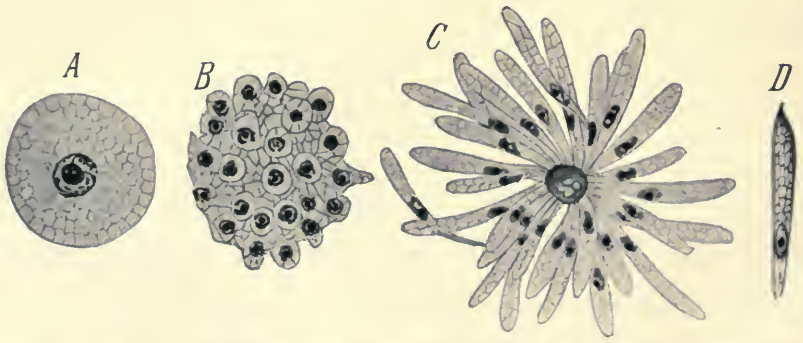



Fig. 815 A—D. Cyclospora caryolytica Schaudinn. A Weiblicher Agamet. B—C dessen multiple Teilung. D Daraus entstandener junger weiblicher Agamet. (Nach Schaudinn.)

hinteren Drittel des Körpers einige der stark lichtbrechenden Körperchen mitbekommt (Fig. 814).

Die weiblichen Agameten wachsen viel rascher heran, indem sie schon nach 4—5 Stunden fortpflanzungsfähig sind; sie haben ein klares Plasma ohne Reservestoffe. Die Kernvermehrung erfolgt wie bei den männlichen Formen. Der Modus der Zellteilung ist jedoch abweichend. Wie aus Fig. 815 B zu ersehen ist, wölben sich die um die Kerne entstandenen Plasmaportionen knospenartig vor und erfahren

im Verlauf der Entwicklung eine starke Längsstreckung (Fig. 815 C). Zum Schluß sind sie in Form einer zierlichen Rosette um den stets deutlichen Restkörper angesammelt. Die jungen ♀ Agameten haben den Kern im hinteren Drittel des Körpers.

4—5 Tage nach der Infektion treten ziemlich plötzlich die Geschlechtsformen auf, am 6. Tag findet man nur noch ganz vereinzelte Agameten.

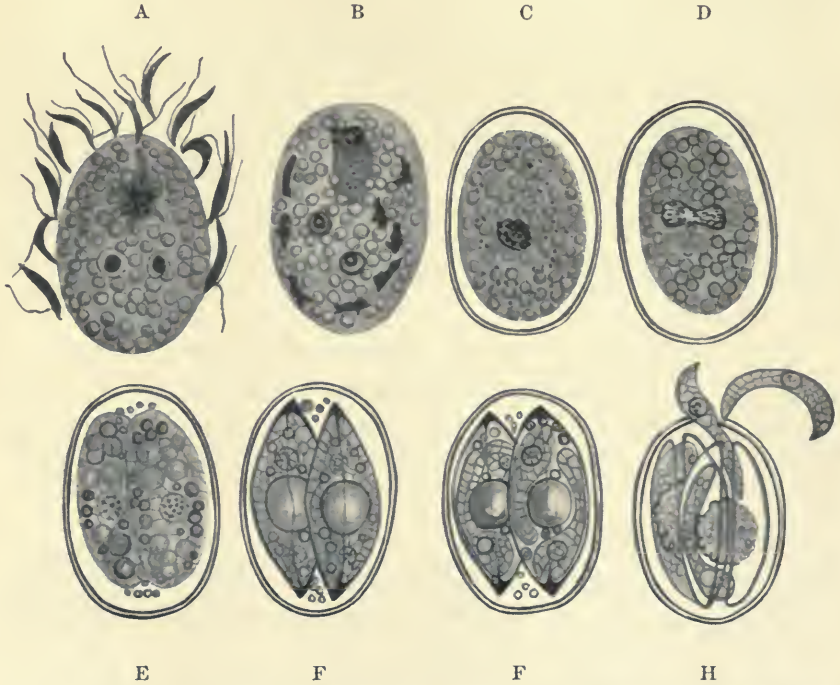



Fig. 816 A—H. Cyclospora caryolytica Schaudinn. A Befruchtung, Makrogamet, von Mikrogameten umschwärmt, deren einem der Makrogametenkern einen Fortsatz entgegenstreckt; im Plasma zwei Reduktionskörper. B Makrogamet mit Synkaryon, zwei Reduktionskörpern nnd Resten der in Resorption begriffenen überschüssigen Mikrogameten. C Derselbe mit Oocystenhülle; Reduktionskörper und überschüssige Mikrogameten. D Erste Teilung des Synkaryons. E Teilung des Oocysteninhalts. F Bildung der Sporen. G Bildung der Sporozoiten und Restkörper in den Sporen. H Auskriechen der Sporozoiten. (Nach Schaudinn.)

Die Mikrogametocyten erzeugen nach einem eigenartigen Kernvermehrungsvorgang zahlreiche zweigeißelige Mikrogameten, in denen übrigens ein Blepharoplast an der Geißelbasis erkennbar ist. Bei der Bildung der Mikrogameten werden die Granulationen im Plasma aufgebraucht.

Die Makrogametocyten wachsen langsam und erreichen nur eine geringe Größe; sie speichern im Plasma viel dotterähnliches Reservematerial auf. Der Kern macht zwei Reifungsteilungen durch; im Plasma liegen dann 3 Kerne (Fig. 816 A), von denen 2 später zugrunde gehen, während der dritte durch einen eindringenden Mikrogameten befruchtet wird.

Da die Hülle des Makrogameten nach der Befruchtung sehr langsam gebildet wird, so tritt in der Regel Polyspermie ein. Doch vereinigt sich nur ein Mikrogamet mit dem Kern des Makrogameten. Die anderen gehen zugrunde und werden gleich den Reduktionskernen vom Plasma bald resorbiert.

Die Sporenbildung erfolgt ähnlich wie bei den Eimerien, doch enthält jede Spore nur 2 Sporozoiten. Die Sporenhülle ist zweiklappig, die Oocystenhülle dagegen wird von den Sporozoiten durch eine Mikropyle verlassen.

C. caryolytica erzeugt bei dem Maulwurf eine schwere Darmerkrankung mit Diarrhöen; die Krankheitserscheinungen werden vorwiegend durch die agame Fortpflanzung bedingt. Oft sterben die Wirtstiere während derselben (also 5—6 Tage nach der Infektion). Wenn sie die Krisis überleben, so sind sie gerettet. Denn durch die Befruchtung und Sporenbildung wird infolge des gleichzeitigen Auftretens dieser Vorgänge bei den meisten Individuen der Darmkanal von den Parasiten gereinigt, sie verlassen denselben als Dauerstadien, und die Epithelregeneration wird nicht mehr durch die Parasiten wirkungslos gemacht.

### 3. Unterfamilie: **Caryosporinae** Lég.

### Gattung: **Caryospora** Léger.

Coccidie mit Befruchtung nach dem Eimeridentypus; die Agameten sind oval oder annähernd kugelig, die Oocyste umschließt im reifen Zustand nur eine Spore mit 8 Sporozoiten.

#### **Caryospora simplex** Léger.

1904 Léger, L., Protozoaires parasites des Vipères. In: Bull. Ass. franç. p. l'Avanc. d. Sc. No. 9. p. 268.
1911 — Caryospora simplex, Coccidie monosporée et la classification des Coccidies. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 22. p. 71.

Die Agameten messen 8—10 μ, die Mikrogametocyten 6—9 μ und erzeugen zahlreiche fadenförmige Mikrogameten. Die Makrogameten sind annähernd kugelig und messen 12—15 μ. Die Oocyste hat eine dicke gelbliche Hülle, welche an einer Stelle eine knotige Verdickung trägt. Die einzige Spore mißt 12 auf 8 μ, ist am einen Pol leicht zugespitzt und umschließt 8 Sporozoiten.

Die Art bewohnt das Darmepithel der Schildviper (Vipera aspis L.) in Südfrankreich.

### Gattung: **Pfeifferinella** Wasielewski.

Coccidie, deren Befruchtung noch unbekannt ist; monospor, indem die Oocyste nur eine Spore mit 8 Sporozoiten umschließt. Der vorigen Gattung sehr nahestehend, eventuell mit ihr zu vereinigen.

#### **Pfeifferinella ellipsoides** Was.

1904 v. Wasielewski, Studien und Mikrophotogramme zur Kenntnis der pathogenen Protozoen. Heft 1. Leipzig.

Die ca. 20 μ messenden Agameten zerfallen in zahlreiche, bis zu 60 Sprößlinge. Die Oocysten, welche 13—15 μ Länge erreichen, sind

oval (Fig. 817); sie umschließen im reifen Zustand mit ihrer dicken Wand außer den 8 Sporozoiten einen granulierten Restkörper. Die Art wurde in Planorbis cornuta in Deutschland gefunden, eine ähnliche Form fand Léger bei Succinea in der Touraine.

### 4. Unterfamilie: **Isosporinae** Lég.

### Gattung: **Isospora** Aimé Schneider.

Diese Gattung, welche wahrscheinlich identisch ist mit Diplospora Labbé, weist in der reifen Oocyste 2 Sporen auf, welche je 4 Sporozoiten enthalten (gegenüber 4 Sporen zu je 2 Sporozoiten bei Eimeria). Es ist nicht sichergestellt, ob bei sämtlichen Isosporen geschlechtlicher Dimorphismus der Agameten vorkommt, für Isospora Mesnili wird er angegeben.

Bei genauerer Untersuchung wird es sich vielleicht herausstellen, daß die hier angeführten Arten auf verschiedene Gattungen zu verteilen sind.

Fig. 817. Oocyste von Pfeifferinella ellipsoides Was. (Nach Wasielewski.)

#### 1. **Isospora rara** Aimé Schneider.

1881 Schneider, A., in: Arch. Zool. expér. Vol. 9. p. 401.

Diese noch wenig bekannte Coccidie bildet Oocysten von kugeliger Gestalt, welche je 2 birnförmigo Sporen enthalten. Letztere um-

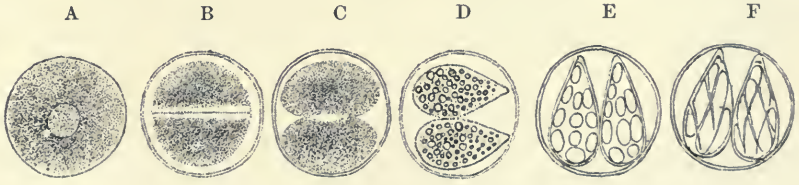



Fig. 818 A—F. Isospora rara Ai. Schn. A Unbefruchteter Makrogamet. B—D Sporoblastenbildung. E—F Ausbildung der Sporozoiten. (Nach Schneider aus Wasielewski.)

schließen je 4 Sporozoiten. Sie kommt in einer Nacktschnecke, Limax cinereo-niger, vor.

#### 2. **Isospora bigemina** (Stiles).

1892 Coccidium bigeminum Stiles. In: Journ. comp. med. and vet. Sci. Vol. 13. p. 517.
1899 Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 67.

Die Größe der Oocyste dieser Art beträgt 22—40 μ, die Breite 19—38 μ. Der Plasmainhalt ist erfüllt von großen, stark lichtbrechenden Granulationen. Die 2 Sporen haben die Gestalt eines Rotationsellipsoids, füllen beinahe den ganzen Innenraum der Oocyste aus und enthalten neben den 4 Sporozoiten je einen großen Restkörper (Fig. 820 B). Der Längsdurchmesser der Sporen beträgt 10 bis 18 μ. Gebilde, welche er für Stadien der agamen Vermehrung hält, fand Wasielewski im Darm von Katzen. Nach demselben Autor sind die Sporen wahrscheinlich zweiklappig.

Diese Art bedarf dringend der Nachuntersuchung. Sie kommt im Darm verschiedener Säugetiere vor, und zwar nicht nur im Epithel, sondern auch im Innern der Darmzotten, im Bindegewebe der Submucosa.

Sie kommt beim Hund, beim Iltis (Mustela putorius) und bei der Katze vor.

Einige Fälle von Coccidiose beim Menschen werden ebenfalls auf diese Form zurückgeführt; beim Menschen würde sie dann noch ausgesprochener als E. Stiedae einen nur gelegentlichen Parasiten darstellen, wenn diese Fälle überhaupt auf richtigen Beobachtungen beruhen.

Fig. 819.

Fig. 820.

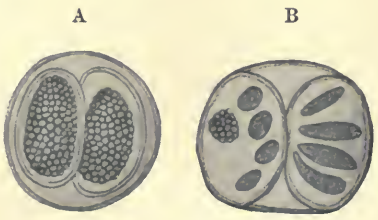



Fig. 819. Isospora bigemina (Stiles). Bildung der Sporozoiten in den Sporen einer Oocyste. Vergr. 1500. (Nach Swellengrebel.)

Fig. 820 A u. B. Isospora bigemina (Stiles). A Oocyste mit 2 Sporoblasten. B Oocyste mit 2 Sporen, deren jede 4 Sporozoiten und einen Restkörper (links sichtbar) enthält. (Nach Stiles aus Braun.)

### 3. Isospora Lacazei (Labbé).

1893 Diplospora Lacazei + D. Rivoltae Labbé. In: Compt. rend. Acad. Sciences. Paris. Vol. 117. p. 407.
1899 D. Lacazei Labbé. In: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 71 (das. Literatur).
1894 (Schiz.) Pfeifferia (Pfeifferella) avium Labbé. In: Compt. rend. Acad. Scienc. Paris. Vol. 119. p. 537 (s. auch Tierreich p. 61).

Die erwachsenen ungeschlechtlichen Tiere haben einen Durchmesser von etwa 30 μ (bis 50 μ); die jungen Agameten haben eine Länge von 7—8 μ. Die Makro- und Mikrogametocyten sind ebenfalls bekannt.

Die kugeligen Oocysten wechseln in der Größe, so daß man zwei Varietäten unterscheiden kann, welche früher für zwei Arten gehalten wurden. Bei der einen, welche 22 μ im Durchmesser mißt, ist die Hülle dünn, bei der anderen die Hülle dick bei einem Cystendurchmesser von 16—22 μ. Es finden sich aber zwischen beiden Varietäten alle Uebergänge.

In der Oocyste bilden sich zwei Sporoblasten, deren jeder sich, nachdem die Oocyste aus dem Darm des Wirtes herausgefallen ist, in 1 Spore mit 4 Sporozoiten umwandelt.

Dabei unterscheiden sich beide Varietäten in merkwürdiger Weise, indem diejenige mit der dünnwandigen Oocyste diese Umwandlung in 3—4 Tagen durchmacht, während die dickwandige dazu 12—14 Tage braucht.

Die Sporen sind birn- oder spindelförmig; nach Wasielewski besitzen sie eine Mikropyle.

Die Art schmarotzt im Darm von sehr vielen Arten der Sperlingsvögel, auch in dem gewöhnlichen Sperling, in Lerche, Distelfink etc. Bei diesen verursacht sie akute oder chronische Darmerkrankungen, welche von ziemlich schwerer Art sein können. Künstlich infizierte junge Vögel starben an der Krankheit in 2—3 Tagen.

### 4. Isospora Lieberkühni (Labbé).

1896 Hyaloklossia Lieberkühni Labbé. In: Arch. Zool. expér. Sér. 3. Vol. 4. p. 535.

1902 Isospora Lieberkühni Laveran et Mesnil, Sur la coccidie trouvée dans le rein de la Rana esculenta et sur l'infection générale qu'elle produit. In: C. R. Acad. Sci. Paris. Vol. 135. p. 82.

Bei diesem Froschparasiten ist besonders der Infektionsmodus von großem Interesse. Wie gewöhnlich, schlüpfen die Sporozoiten unter der Einwirkung der Darmsäfte aus und infizieren die Darmepithelzellen. Sie dringen aber aus diesen weiter, geraten in die Blutbahn, und es entsteht eine allgemeine Infektion des Organismus. In Lumen und Endothelzellen der Blutgefäßkapillaren von Lunge, Leber, Milz, Dickdarm, Fettkörper und Niere, vor allem in den Glomerulis der letzteren finden sich die Parasiten.

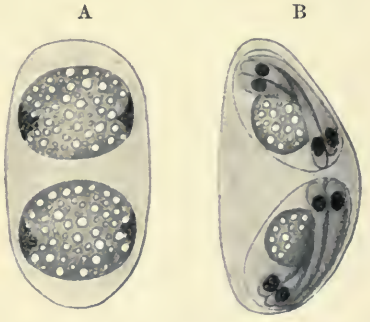



Fig. 821 A u. B. Isospora Lieberkühni (Labbé). Sporenbildung. A Oocyste mit 2 zweikernigen Sporoblasten. B Reife Oocyste mit 2 Sporen, deren jede 4 Sporozoiten enthält. (Nach Laveran und Mesnil.)

Besonders in diesem Organ erfolgt die weitere Entwicklung. Agame Fortpflanzung ist nicht mit Sicherheit erkannt. Mikro- und Makrogametocyten finden sich in den Nierenepithelien. Die Befruchtung findet im Lumen der Harnkanälchen statt. Die Oocystenhülle wird erst nach der Befruchtung gebildet. Erst nachdem das Synkaryon sich zweimal geteilt hat, zerschnürt sich das Oocystenplasma in 2 zweikernige Sporoblasten (Fig. 821 A); aus ihnen entstehen die ovalen Sporen mit je 4 Sporozoiten und einem großen Restkörper.

Hier anzuschließen wäre noch:

### 5. Isospora Mesnili Sergent.

1902 Sergent, E., Sur une coccidie nouvelle parasite du Caméléon vulgaire. In: C. R. Soc. Biol. Paris. Vol. 54. p. 1260.

Diese Art ist Kernparasit in den Darmepithelzellen (Dickdarm) von Chamaeleon vulgaris. Bei ihr ist mit Sicherheit die agame Fortpflanzung und damit der Generationswechsel nachgewiesen. Die Mikrogameten sollen kurz sein, von gedrungenem Bau, nicht in die Länge gezogen, wie diejenigen anderer Coccidien.

## 5. Unterfamilie: **Eimerinae** Lég.

### Gattung: **Eimeria** Aimé Schneider[1]).

1875 Eimeria Aimé Schneider, Note sur la psorospermie oviforme du Poulpe. In: Arch. Zool. expér. Vol. 4. p. 40.
1879 Coccidium Leuckart, Die Parasiten des Menschen. 2. Aufl. Leipzig und Heidelberg. p. 254.

Die Angehörigen dieser Gattung bilden in der Oocyste 4 Sporen mit je 2 Sporozoiten. Hervorzuheben ist ferner, daß die Agameten keinen Dimorphismus in männliche und weibliche Individuen aufweisen (vgl. S. 820). Die Eimerien sind am genauesten von der ganzen Unterordnung studiert worden, da einige Vertreter der Gattung eine große pathologische Bedeutung besitzen.

Schon in dem allgemeinen Abschnitt gingen wir von der Betrachtung des Entwicklungskreises von Eimeria Schubergi aus; diese Art möge auch als Vertreter der Gattung dienen, wenn unten noch einige weitere Einzelheiten über die einzelnen Stadien angeführt sind. Wir lassen sie daher auch in der Reihenfolge dem Typus, nach welchem die Gattung aufgestellt wurde (Eimeria falciformis), vorangehen. Die zahlreichen Arten der Gattung Eimeria werden in 5 Gruppen zerlegt, welche von früheren Autoren meist als selbständige Gattungen betrachtet wurden, welche Lühe aber wohl mit Recht für Untergattungen hält. Sie werden nach dem Verhalten und der Form der Sporenhülle, nach dem Zeitpunkt des Auftretens der Oocystenhülle und schließlich nach einem eigenartigen Verhalten der Sporoblasten unterschieden. Im „Pyramidenstadium" nehmen die Sporoblasten bei Eimeria falciformis und Stiedae eine gestreckte Form an und stoßen das sogenannte Spitzenkörperchen aus, ein Vorgang, dessen eigentliche Bedeutung noch unbekannt ist.

Die Untergattungen werden folgendermaßen unterschieden:

1 { Sporenhülle sich erst im Darm des neuen Wirtes öffnend . . 2
  Sporenhülle sich sofort nach Bildung der Sporozoiten wieder auflösend . . . . Untergattung **Paracoccidium** Lav. u. Mesn.

2 { Sporen kugelig oder oval . . . . . 3
  Sporen in Gestalt einer Doppelpyramide: Untergattung **Crystallospora** Labbé.

3 { Oocystenbildung erst nach der Befruchtung . . . . . 4
  Unbefruchteter Makrogamet schon von Hülle umgeben: Untergattung **Orthospora** Ai. Schn.

4 { Sporoblasten mit Pyramidenstadium. Sporen mit Mikropyle: Untergattung **Eimeria** s. str.
  Sporoblasten ohne Pyramidenstadium. Sporen zweiklappig: Untergattung **Goussia** Labbé.

#### a) Untergattung: **Goussia** Labbé.

1896 Labbé, in: Arch. Zool. expér. Sér. 3. Vol. 4. p. 551.

Oocystenbildung nach der Befruchtung. Sporoblasten ohne Pyramidenstadium. Sporen kugelig oder oval, zweiklappig, sich erst im

1) Durch die konsequente Anwendung der Nomenklaturgesetze ist nun auch der Gattungsname Coccidium aus der Gruppe der Coccidien verschwunden. Um Verwirrungen zu vermeiden, habe ich an allen Stellen, wo eine Unklarheit über die Zugehörigkeit der Art entstehen könnte, im Allgemeinen Teil den Gattungsnamen Coccidium belassen, im Speziellen Teil ihn hinter Eimeria in Klammern beigefügt.

Darm des neuen Wirtes öffnend. Hierher gehören einige Darmparasiten aus Fischen, welche Labbé beschrieben hat. Ferner entspricht der Diagnose der Untergattung die nachfolgende Art:

### 1. Eimeria Schubergi Schaudinn.

1900 Schaudinn, Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. 13. p. 197.

Die Sporozoiten dieser Art, welche eine Länge von 15—20 μ, einen Querdurchmesser von 4—6 μ besitzen, sind schwach sichelförmig gestaltet; ihr Vorderende läuft in eine scharfe Spitze aus. Außer der Fähigkeit, ringförmige Einziehungen und Knickbewegungen auszuführen, vermag der Sporozoit sich auch von der Stelle zu bewegen, indem er, wie die Gregarinen, einen Gallertstiel bildet.

Mit Hilfe dieser verschiedenen Bewegungen bohrt sich der Sporozoit in eine Darmepithelzelle des Wirtstieres ein (Fig. 822). Während es 1—2 Stunden, nachdem die Sporen in den Darm gelangt sind, dauert, bis die Sporozoiten ausschlüpfen, dringen sie nach dem Ausschlüpfen sofort in benachbarte Zellen ein.

In 24 Stunden wachsen die Sporozoiten nun zu den kugeligen agamen Eimerien heran. Diese haben keine Cystenmembran. Während der Kern des Sporozoiten ein gleichmäßiges Kernnetz besaß, ist derselbe jetzt durch ein großes „Karyosom“ ausgezeichnet (Fig. 823 A).

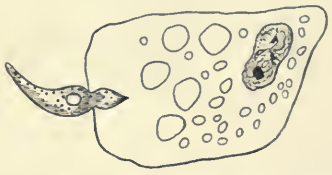


Fig. 822. Sporozoit von Coccidium Schubergi sich in eine Darmepithelzelle einbohrend.

Dieser Kern beginnt sich bald durch fortgesetzte Zweiteilung zu vermehren (Fig. 823 B). Indem um die Kerne Plasmateile sich abschnüren, vollzieht sich die agame Vermehrung. Die Eimerie hatte bereits die Wirtszelle vollständig ausgefüllt und den Kern an die Wand gedrückt. Nun fällt sie in einem früheren oder späteren Stadium der Vermehrung in das Darmlumen, und die Sprößlinge, welche sich von ihm unter Zurücklassung eines zentralen Restkörpers loslösen (Fig. 823 C), wandern in neue Wirtszellen ein. Die Kerne der Sprößlinge besitzen ein Karyosom.

Durch diese jungen Agameten wird die Infektion im Darm des Wirtes schnell weiter verbreitet. Einige (4—5) Tage lang geht diese Vermehrung intensiv vor sich. Dann müssen wohl durch die Erkrankung des Wirtes auch für die Parasiten weniger günstige Verhältnisse eintreten. Sie schreiten am 5. und 6. Tag zur Bildung von geschlechtlich differenzierten Individuen, wie das oben schon geschildert wurde (S. 818).

Die Makrogametocyten enthalten Reservestoffe in ihrem Protoplasma, die Mikrogametocyten keine. Die letzteren haben ein fein granuliertes, sehr dichtes Plasma. Durch eine sehr merkwürdige multiple Vermehrung (?) entstehen nach Auflösung des Kerns aus den gebildeten Chromidien durch freie Kernbildung (vgl. S. 258 und Fig. 823 B) zahlreiche Kerne, welche an der Oberfläche der Zelle Mikrogameten bilden (Fig. 258 D). Diese besitzen eine scharfe Spitze und zwei Geißeln, von denen eine am vorderen, die andere am hinteren Ende inseriert ist (Fig. 824).

Die Makrogameten erlangen beim Heranwachsen zunächst eine etwa bohnenförmige Gestalt, ehe sie zur Kugelform gelangen (Fig. 823 E). Die Formwandlung wird durch einen Kontraktionsvorgang bewirkt, bei welchem zu gleicher Zeit der Kern sich seines Karyosoms entledigt (?) (vgl. Fig. 219 C, S. 216).

Die Trümmer des ausgestoßenen Karyosoms scheinen bei ihrer Auflösung auf die Mikrogameten chemotaktisch zu wirken. Denn dieselben nähern sich alsbald dem Makrogameten; der letztere bildet

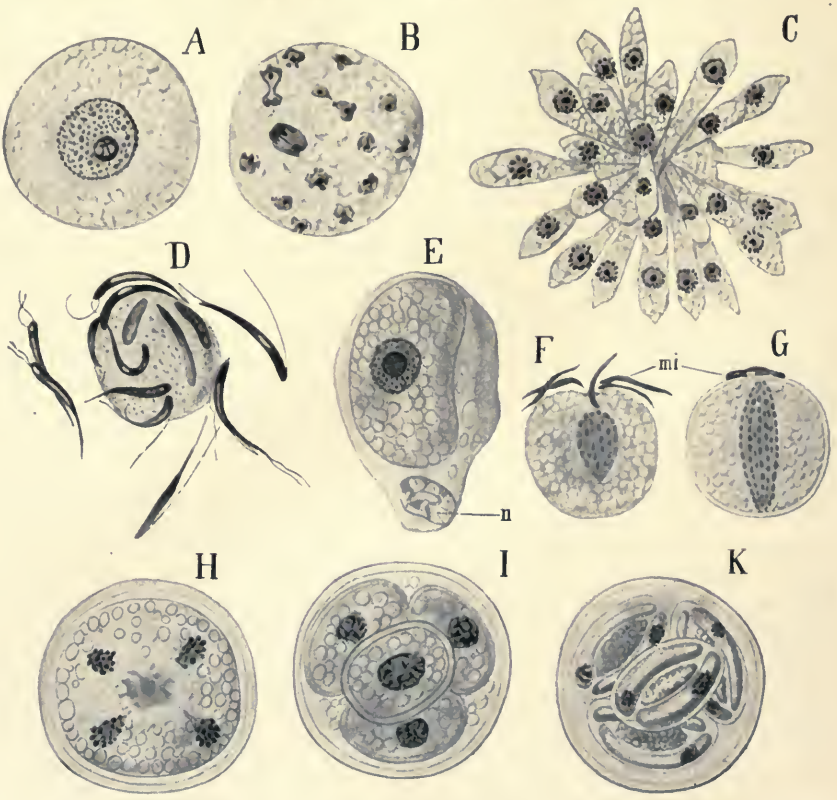



Fig. 823 A—K. Eimeria Schubergi Schaudinn. A—C Agamogonie (agame Vermehrung der herangewachsenen Eimerie). D Ablösung der Mikrogameten. E Unreifer Makrogamet. F Befruchtung. G Bildung der Befruchtungsspindel in der Zygote, welche sich encystiert hat (Ooeyte). H—K Sporogonie. *n* Kern der Wirtszelle. *mi* Mikrogamet. (Nach Schaudinn.)

einen Befruchtungshügel, in welchen ein Mikrogamet eindringt, während die Zygote sofort von einer Membran eingehüllt wird, die das Eindringen weiterer Mikrogameten unmöglich macht (Fig. 823 F u. G).

Im Gefolge der Befruchtung bildet sich eine merkwürdige Kernspindel, die Befruchtungsspindel (Fig. 823 G), welche noch 24 Stunden sich erhält, nachdem die befruchtete Oocyste aus dem Darm des Wirtes herausgefallen ist. Dann wird der Kern wieder kugelförmig und teilt sich nach einigen weiteren Veränderungen zweimal (Fig. 823 H). Um die entstandenen 4 Kerne gliedern sich Plasmaportionen, die 4 Sporoblasten (Fig. 823 I). Die Bildung der letzteren dauert

4 Stunden, während die Entstehung der Sporozoiten in den aus ihnen gebildeten Sporen 10 Stunden in Anspruch nimmt. Jede Spore enthält außer zwei Sporozoiten einen großen glänzenden Restkörper (Fig. 823 K).

Die Sporen öffnen sich nur unter dem Einfluß des Darmsaftes des Wirtes, nicht etwa auch in anderen Tieren. Dabei zeigt sich die Sporenwand aus zwei klappenförmigen Hälften zusammengesetzt.

Eimeria Schubergi kommt im Darm von Lithobius forficatus, einem häufigen Tausendfüßler, in Gesellschaft mehrerer anderer Sporozoen vor. Die Art ist jedoch ziemlich selten. Im gleichen Lithobius kommen außerdem noch drei andere Coccidienarten vor; die Stadien der vier Coccidienarten können gleichzeitig vorhanden sein und zu mancherlei Verwechslungen Anlaß geben (vgl. Schellack und Reichenow). Die drei anderen Arten sind: Eimeria Lacazei, Adelea ovata (s. u. S. 862) und Barrouxia Schneideri (s. u. S. 850).

E. Schubergi infiziert die Epithelzellen des Darmes. Infolge der Schizogonie kann das ganze Epithel mit den Parasiten überschwemmt werden. Es kann dies so weit gehen, daß eine einzelne Zelle mehrere Eimerienindividuen enthält.

Durch die Infektion wird die Darmepithelzelle zunächst hypertrophisch, dann erliegt sie einer fettigen Degeneration; ihre gesamte Substanz wird von den Parasiten resorbiert, bis auf einen geringen Rest, welcher mit dem ganz zusammengeschrumpften Zellkern im Darm aufgelöst wird, wenn sie samt der herangewachsenen Eimeria in das Lumen hineinfällt.

Fig. 824. Mikrogamet von Eimeria Schubergi. (Nach Schaudinn.)

In der Regel hält die Epithelregeneration gleichen Schritt mit den Verlusten, welche hierdurch entstehen. Doch kommen bei Masseninfektion auch akute Fälle vor, in denen die Epithelregeneration nicht nachkommt. Dann bestehen die, im Gegensatz zu den gesunden, dünnflüssigen Faeces fast nur aus Epithelresten und Coccidienstadien. Die Lithobien werden dadurch sehr geschwächt und liegen ganz matt da. Doch tritt in der Regel eine natürliche Heilung ein, da die ungeschlechtliche Vermehrung, welche, wie wir sahen, ja allein die Autoinfektion vermittelt, ihre Grenzen hat. Alle Coccidien, welche nicht degenerieren, gelangen schließlich zur Sporogonie und werden als Oocysten entleert. Wenn dann keine Neuinfektion eintritt, so wird schließlich der Darm ganz coccidienfrei.

Die Infektion wird meist dadurch vermittelt, daß die Lithobien, welche schlimme Raubtiere sind, Arthropoden fressen, die selbst den Kot der Lithobien mit den Sporen gefressen haben. In dem Darm dieser Vermittler öffnen sich die Sporen nicht; wenn aber jene im Darm der Lithobien verdaut werden, gelangen die Darmsäfte der Lithobien auch zu den Sporen; diese öffnen sich sofort, entlassen die Sporozoiten, und die Neuinfektion ist geschehen.

Der gesamte Zeugungskreis von Eimeria Schubergi verläuft in 7—8 Tagen.

Hier anzufügen sind einige Fischparasiten: wie Eimeria clupearum (Thél.), E. subepithelialis Moroff und Fiebiger aus Karpfen, E. minuta (Thél.) aus der Schleie etc. Ferner Eimeria (Goussia) gadi Fiebiger aus der Schwimmblase von Gadus virens, wo sie pathogen auftritt.

b) Untergattung: **Eimeria** Aimé Schneider s. str.

Oocystenbildung nach der Befruchtung. Sporoblasten mit Pyramidenstadium. Sporen kugelig oder oval, mit Mikropyle, also nicht beim Oeffnen in zwei Klappen auseinanderfallend; sich erst im Darm des neuen Wirtes öffnend.

### 2. Eimeria falciformis (Eimer).

1870 Gregarina falciformis Eimer, in: Ueber die ei- und kugelförmigen Psorospermien der Wirbeltiere. Würzburg. p. 4.
1892 Coccidium falciforme Schuberg, Ueber Coccidien des Mäusedarms. In: Sitzber. Nat. Med. Gesellsch. p. 65.
1874 (Schiz.) Eimeria falciformis A. Schneider, in: Arch. Zool. expér. Vol. 4, und Pfeifferia Schubergi Labbé. Ebenda (3) Vol. 5. p. 541 (auch Mikrogametocyten).
1899 Literatur: Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 58, 61 u. 68.

Bei dieser Art ist die Schizogonie vor der Sporogonie gefunden worden, umgekehrt wie bei den meisten anderen Arten, daher hat man sie längere Zeit einer anderen Gattung zugewiesen.

Fig. 825. Eimeria falciformis (Eimer). Agamogonie. (Aus Lühe nach Schuberg.)

Das erwachsene agame Stadium ist rund bis leicht eiförmig. Seine Größe schwankt zwischen 18 und 26 μ. Die Produkte der ungeschlechtlichen Fortpflanzung entstehen in der Zahl von 7—12, ohne einen Restkörper zu hinterlassen; sie messen 9—10 μ. Sie sind lang und sichelförmig (Fig. 825).

Mikrogametocyten wurden von Schuberg beobachtet, welcher auch die Makrogametocyten und die Sporulation studierte.

Die Makrogametocyten sind zylindroid, oval oder kugelig; bisweilen sind sie an einem Pol abgeflacht. Nach der Befruchtung besitzt die Oocyste eine etwa 0,8 μ starke Hülle; sie ist 16—21 : 11—17 μ groß.

Die Entstehung der Sporen erfolgt außerhalb des Darmes des Wirtes. Die Sporen sind oval und von einer sehr feinen Hülle um-

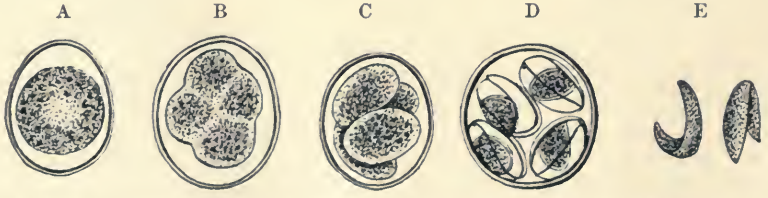



Fig. 826 A—E. Eimeria falciformis (Eimer). Sporogonie. (Aus Lühe nach Schuberg.)

geben; sie enthalten 2 Sporozoiten und einen großen Restkörper (Fig. 826 D).

Eimeria falciformis ist ein Parasit der Hausmaus (Mus musculus), in deren Darmepithel sie haust; seltener kommt sie in der Leber vor. Die Mäuse erkranken oft sehr heftig unter Schwächezuständen und Diarrhöen, und gehen nicht selten an der Infektion zugrunde. Die Erkrankung tritt manchmal als endemische Seuche auf.

### 3. Eimeria Stiedae Lindem.

1865 Monocystis Stiedae Lindemann, K., in: Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. Vol. 38. 2. ptie. No. 4. p. 385.
1878 Psorospermium cuniculi Rivolta, in: Giorn. Anat. Physiol.
1879 Coccidium oviforme Leuckart, Parasiten. 2. Aufl. Vol. 1. p. 255.
1879 Coccidium perforans Leuckart, ebenda, p. 278.
1899 Coccidium cuniculi (Rivolta) Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 66.
1899 Coccidium perforans Leuckart, Labbé, ebenda, p. 66 (dort Literatur).
1896 (Schiz.) Pfeifferia princeps Labbé, in Arch. Zool. exp. (3) Vol. 4.
1903 Coccidium cuniculi Metzner, in: Arch. f. Protistenk. Vol. 2. p. 13.

Auch für dieses meistbeschriebene Coccidium sind jetzt alle Stadien des Entwicklungskreises bekannt, wenn auch viele von ihnen bisher noch nicht im Zellbau genügend erforscht und gut abgebildet sind.

Auf die Entwicklungsgeschichte, welche derjenigen von Eimeria Schubergi sehr gleicht, brauchen wir nicht näher einzugehen. Wir schildern diejenigen Stadien, welche zur Unterscheidung von anderen Arten wichtig sind.

Die ungeschlechtlichen Formen sind oval und messen bei 20—50 μ Länge 20—39 μ in der Breite. Frühere Untersucher beschrieben ihren Zerfall in zahlreiche Sprößlinge (Fig. 827 und 828 e).

Fig. 827. Agame Vermehrung von Eimeria Stiedae (Lindem.) (Nach Simond.)

Nach Reich besteht ein Dimorphismus der Schizogonie, wie er auch für andere Coccidien bekannt ist (?). Die agamen Stadien bringen 16 Merozoiten hervor, während die später auftretenden, welche die Gametocyten liefern, nur ihrer 4 durch Teilung aus sich hervorgehen lassen.

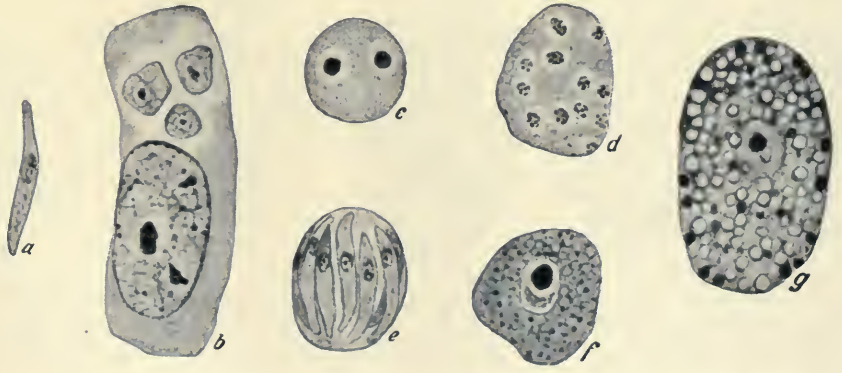



Fig. 828 a—g. Eimeria Stiedae (Lindem.) a Junger agamer Sprößling (Merozoit). b Epithelzelle mit 3 jungen Agameten. c Junger Agamet nach der ersten Kernteilung. d Junger Agamet im vielkernigen Zustand, welcher der Schizogonie e vorausgeht. f Junger Makrogametocyt. g Erwachsener Makrogamet. Vergr. 1900. (Nach Hartmann.)

Bei der Teilung bilden sie Bündel parallel nebeneinander liegender Sprößlinge.

Makro- und Mikrogameten sind ebenfalls beobachtet worden. Erstere sind durch stark färbbare Granula ausgezeichnet, die Mikrogametocyten erreichen eine auffallende Größe.

Die Oocysten reifen erst in den abgelegten Faeces der Kaninchen.

Die Oocysten sind lang-oval (Fig. 829 C u. D), ihre Größenverhältnisse können sehr wechseln; ihre Farbe ist grünlich; die oberflächlichen Plasmaschichten enthalten zahlreiche Granula, welche zu Verwechslungen mit kleinen Kernen Anlaß geben können (Fig. 828 g). Wie es scheint, erreichen diejenigen Individuen, welche Leber und Gallengänge befallen, regelmäßig eine bedeutendere Größe als die im

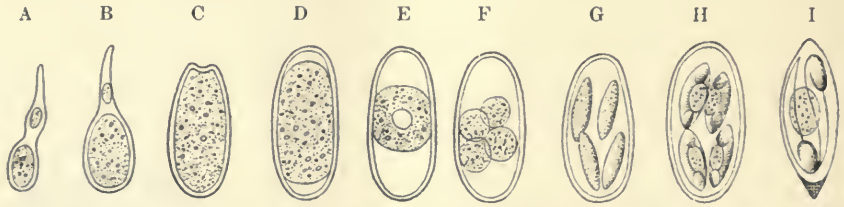



Fig. 829 A—I. Eimeria Stiedae (Lindem.) aus der Leber des Kaninchens. A u. B Junge Stadien in Epitbelzellen der Gallengänge (das kleine Oval ist der Zellkern), C, D und E befruchtete Oocysten, F, G und H Sporenbildung, I Spore mit Sporozoiten. (Nach Balbiani aus Wasielewski.)

Darmepithel schmarotzenden. Während man von ersteren solche von 36—49 μ Länge und 18—28 μ Breite kennt, findet man im Darm meist nur solche von 24—36 μ Länge und 11—23 μ Breite.

Die Oocyste ist ziemlich dick (Fig. 829 C—H) und glattwandig; am einen Ende ist die Hülle viel dünner, es findet sich da eine große Mikropyle. Die Oocysten zeigen sich stets von einer Gallerthülle

Fig. 830 A—E. Eimeria Stiedae (Lindem.). A Befruchtete normale Oocyste aus der Gallenblase von Lepus cuniculus. B Beginn des Pyramidenstadiums. C Umwandlung der Sporoblasten in Sporen. D Bildung der Sporozoiten in den Sporen. E Ausschlüpfen der Sporozoiten; einer schlüpft gerade dureh die Mikropyle der Oocyste. (Nach Metzner.)

umgeben, welche in der Gegend der Mikropyle besonders dick ist (Fig. 830 A). Die Sporenbildung vollzieht sich folgendermaßen. Der Protoplasmainhalt, welcher sie anfänglich ganz ausfüllt, zieht sich vor der Sporulation von den Polen zurück und bildet eine zentral gelegene Kugel (von etwa 17 μ Durchmesser, Fig. 830 A). Die Kugel teilt sich alsbald gleichzeitig in 4 Sporoblasten, welche später von einer derben Hülle umgeben werden. Vorher machen die Sporoblasten das sogenannte „Pyramidenstadium“ durch, indem sie sich an einem Ende zuspitzen und ein kleines Körperchen (das sogenannte Schneidersche Körperchen) abstoßen (Fig. 830 B). Außerdem bleibt zwischen

den 4 Sporoblasten ein Restkörper zurück. Die Sporen werden oval (Fig. 829 A—I, Fig. 830 B—E) und bilden im Innern 2 Sporozoiten, wobei wiederum je ein Restkörper übrig bleibt. Eine Spore mißt etwa 12—15 μ in der Länge, 7 μ in der Breite.

Die Sporenbildung dauert 3—5 Tage und kann sogar Wochen in Anspruch nehmen, wenn der Sauerstoffzutritt behindert ist; auch zu hohe Temperatur hemmt die Entwicklung.

Das Auskriechen der Sporozoiten aus den Sporen erfolgt unter dem Einfluß des Pankreassaftes des Wirtes (vgl. Metzner a. a. O.). Beim Auskriechen, welches also normalerweise im Duodenum erfolgt, schlüpfen die beweglichen Sporozoiten zuerst durch die Mikropyle der Spore, sodann durch diejenige der Oocyste (Fig. 830 E). Die Infektion des Darmepithels beginnt etwa 15 cm hinter dem Pylorus.

Eimeria Stiedae ist ein häufiger Parasit des Kaninchens (Lepus cuniculus domesticus); bei diesem schmarotzt sie im Epithel des Dünndarms, in der Leber und im Epithel der Gallengänge. Unter den Kaninchen ruft sie nicht selten Epidemien hervor, welche besonders in Züchtereien großen Schaden anrichten können.

Die Erscheinungen der Krankheit beim Kaninchen sind vor allem sehr heftiger Durchfall, die kranken Tiere magern ab und fressen nicht mehr. Aus Mund und Nase fließt ihnen gelblicher Schleim. Die Faeces enthalten massenhaft Oocysten der Coccidie. Viele Tiere, besonders die jungen gehen an der Krankheit ein. Die Infektion geschieht durch Futter, welches mit sporenhaltigem Kot beschmutzt ist.

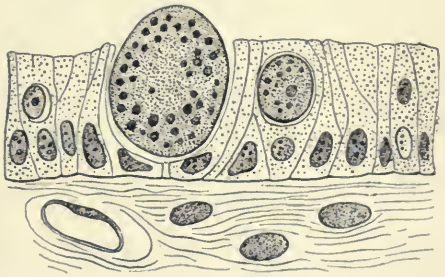


Fig. 831. Schnitt durch Darmepithel mit Eimeria Stiedae. (Nach Thoma aus Kitt.)

In der Leber bilden sich Infektionsherde aus, welche vom Epithel der Gallengänge ausgehen und welche schließlich die Coccidienknoten erzeugen. Sie können die ganze Leber durchsetzen und allmählich bis zur Größe einer Haselnuß heranwachsen. Beim Einschneiden in einen solchen Knoten quillt eine weißliche oder gelbliche, käsige oder eiterartige Flüssigkeit hervor, welche außer zahlreichen zerfallenden und zerfallenen Zellen viele Coccidien enthält. Während der akuten Erkrankung findet man meist Stadien der agamen Fortpflanzung, später Oocysten. Auch in den Gallengängen und der Gallenblase findet man dann die aus dem Epithel herausgefallenen Oocysten.

Die Knoten entstehen durch Umwandlung der infizierten Gallengänge, welche sich erweitern und von außen oft zu mehreren von einer Bindegewebswucherung umschlossen werden. Nach außen hin sind also die Knoten von konzentrischen Bindegewebsschichten, welche nach dem Innern des Knotens septenartige Schichten entsenden, umschlossen (Fig. 832), auf welche nach innen zu das Gallengangepithel folgt; dieses ist aber stark verändert, an manchen Stellen ist es gänzlich zerstört, an anderen ist es stark gewuchert. Denn die Coccidieninfektion hat eine Zellvermehrung im Gefolge. Ueberall aber sind die Epithelzellen mit Coccidien in verschiedenen Stadien erfüllt;

immerhin kommt es vor, daß hier und da kleine Epithelregionen intakt geblieben sind. Im Innern des Knotens liegen zum Teil in enormer Menge die Oocysten der Coccidie in verschiedenen Stadien der Ausbildung, stets aber noch einkernig. Die Oocysten in älteren Coccidienknoten sind oft nicht mehr entwicklungsfähig, da sie durch den hohen Kohlensäuregehalt der Leber stark geschädigt werden.

Beim Menschen sind in wiederholten Fällen Infektionen der Leber und in wenigen Fällen solche des Darms durch Eimeria Stiedae beobachtet worden. Offenbar handelte es sich meist um Menschen, welche irgendwie mit Kaninchen häufiger zu tun hatten.

Aehnlich wird es sich mit denjenigen Fällen verhalten, in denen der Parasit (oder eine Varietät desselben, s. Labbé, Tierreich, S. 66 und 67) in Haustieren gefunden wurde; auch da wird die Infek-

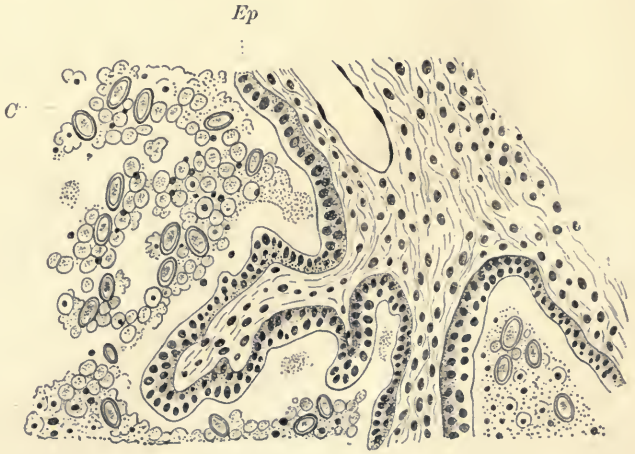



Fig. 832. Schnitt durch einen Coccidienknoten aus der Leber des Kaninchens. *Ep* Epithel. *C* Coccidien. (Nach Thoma aus Kitt.)

tion sich wohl meist vom Kaninchenstall herleiten lassen. Infiziert gefunden wurden bisher Rind, Pferd, Ziege und Schwein.

Die interessanteste Krankheit, welche von der Eimeria Stiedae erzeugt wird, ist:

## Die rote Ruhr des Rindes.

1892 Zschokke, in: Schweiz. Arch. f. Tierheilk.
1893 Hess, ebenda.
1894 Guillebeau, ebenda und Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. Vol. 14.

Bei Rindern tritt nicht selten eine Krankheit auf, welche nach einer Inkubationsdauer von etwa 3 Wochen mit hohem Fieber und Schüttelfrösten beginnt. In den Faeces finden sich größere und kleinere Blutgerinnsel, in schweren Fällen entsteht eine wässerig-blutige Diarrhöe mit diphtheritischen Membranen.

Schwere Fälle enden schon nach 2 Tagen tödlich; es erliegen jedoch nur 2—4 Proz. der befallenen Tiere der Krankheit. Leichte Fälle gehen nach 8—10 Tagen, schwerere nach 14—21 Tagen in Heilung über. Es dürften diese Fristen mit der Entwicklungsdauer

der Coccidien in Zusammenhang stehen, und die spontane Heilung ebenso erfolgen wie bei Eimeria Schubergi.

Im Kot der erkrankten Tiere finden sich massenhaft die Oocysten von Eimeria Stiedae; die Zahl nimmt mit dem Fortschreiten der Heilung ab.

Untersucht man den Darm, so findet man in demselben ebenfalls zahlreiche Oocysten, im Epithel — besonders im Dickdarm und Rectum — eine Menge von Coccidien aller Stadien. Zschokke fand in einem Stückchen der Mastdarmschleimhaut von 1 mm Länge 1500 Coccidien. Die Schleimhaut zeigt sich meist stark gerötet, oft auch eitrig und mit diphtherischen Membranen bedeckt. Stets findet man zahlreiche größere und kleinere Hämorrhagien.

Die Krankheit ist vorwiegend in der Schweiz, und zwar in den Sommermonaten und im Herbst beobachtet worden. Und zwar fast ausschließlich auf den höheren Alpenweiden.

Dies hat seinen Grund darin, daß die Rinder im Sommer mit frischem Gras gefüttert werden und Wasser aus kleinen Tümpeln saufen. In den Düngerhaufen gehen die Coccidien nämlich nach Guillebeau bald zugrunde, während sie auf der Weide und in den Tümpeln wohl fortkommen. In trockenen Jahren soll die Krankheit nicht auftreten.

Meistens handelt es sich um endemisches Auftreten der Krankheit.

Um eine Ausbreitung der Krankheit zu verhindern, muß man natürlich die erkrankten Tiere isolieren und ihren Kot vernichten.

### c) Untergattung: **Orthospora** Aimé Schneider.

1881 Orthospora Aimé Schneider.
1889 Caryophagus Steinhaus, s. unten.

Coccidien, bei welchen der Makrogamet sich schon vor der Befruchtung mit einer Cystenhülle umgibt; Sporoblasten ohne Pyramidenstadium. Sporen kugelig oder oval, sich erst im Darm des Wirtes öffnend.

Die bekannten Arten sind sämtlich Parasiten des Darmepithels von Amphibien.

#### 4. Eimeria salamandrae (Steinhaus).

1889 (Schiz.) Caryophagus salamandrae Steinhaus, in: Virchows Archiv path. Anat. Vol. 115. p. 176.
1897 Coccidium salamandrae (Steinh.) Simond, in: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 11 (das. Literatur).
1899 Caryophagus salamandrae (Steinh.) Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 78 (das. Literatur).

Von dieser Coccidie waren bis vor kurzem nur die Stadien der Schizogonie bekannt, erst Simond hat diejenigen der Sporogonie entdeckt.

Die jungen Coccidien sind kugelige, einkernige Körperchen, welche sich von den entsprechenden Stadien anderer Coccidien nicht unterscheiden lassen. Dieselben wachsen heran, der Kern teilt sich wiederholt, bis 16—24 Kerne vorhanden sind; um jeden derselben gliedert sich ein Stück Plasma ab; diese Plasmakugeln strecken sich allmählich in die Länge und werden im allgemeinen so lang wie der Durchmesser des Muttertieres war (Fig. 834 A u. B). In der Regel läßt sich

an dem einen Pol ein kleiner Restkörper nachweisen. Eine Cystenmembran ist um das ungeschlechtliche Individuum nicht ausgebildet worden und existiert zu keiner Zeit während des geschilderten Zyklus.

Die Mikrogametocyten sind größer, ihr Plasma ist fein granuliert. Durch fortgesetzte Teilung entstehen sehr viele Kerne,

Fig. 833.

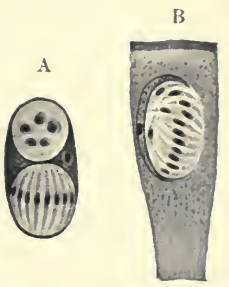



Fig. 834.

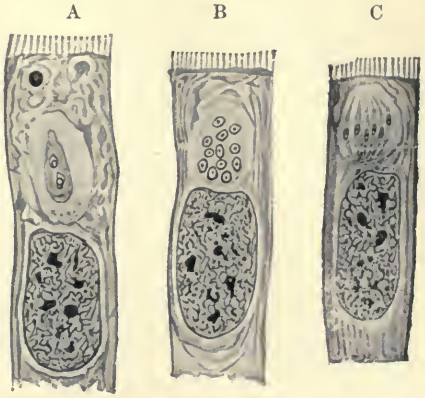



Fig. 833 A u. B. Eimeria salamandrae (Steinh.). Schizogonie im Kern von Darmepithelzellen. (Aus Wasielewski nach Steinhaus.)

Fig. 834 A—C. Eimeria salamandrae (Steinh.). Stadien der Schizogonie zwischen Kern und freier Oberfläche der Wimperepithelzellen des Salamanderdarmes. A Kernvermehrung. (Aus Wasielewski nach Drüner.) B und C Teilung.

welche schließlich in mehreren Schichten an der Peripherie des Mikrogametocyten übereinander liegen können. Um sie bilden sich die Mikrogameten, welche man in der lebenden Wirtszelle im fast aufgezehrten Kern sich lebhaft bewegen sehen kann (Fig. 835 C).

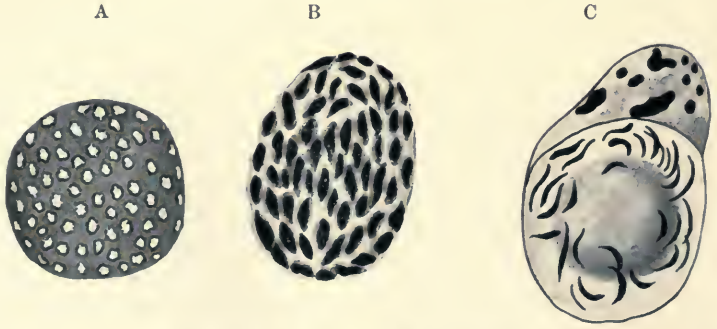



Fig. 835 A—C. Eimeria salamandrae (Steinh.). Mikrogametenbildung. (Nach Simond.)

Die Oocysten sind mit einer derben Membran umgeben, welche bis zu 1—1,5 μ Dicke erreichen kann, und welche schon bei dem unbefruchteten Makrogameten vorhanden ist. Sie besitzt daher eine Mikropyle für den Durchtritt des Mikrogameten. Der Durchmesser der kugeligen oder schwach ovalen Oocyste selbst schwankt bei den verschiedenen Wirtsindividuen; bei den einen beträgt er 18—25 μ,

bei den anderen 20—30 μ. Sie ist in der Regel dunkelgrünlich gefärbt und von Granulationen erfüllt (Fig. 836 A).

In diesem Zustande verläßt sie den Darm des Wirtes; im feuchten Kot zieht sich dann zunächst der Plasmainhalt zu einer Kugel zusammen (Fig. 836 B); die Kugel teilt sich in zwei Etappen

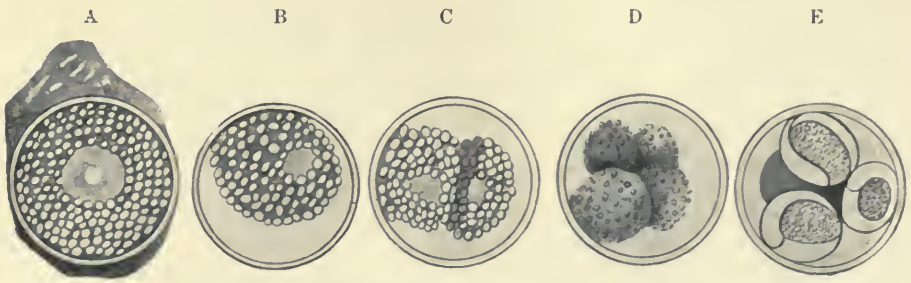



Fig. 836 A—E. Eimeria salamandrae (Steinh.) Oocyste und Sporogonie. A Oocyste. B Dieselbe nach der Entleerung aus dem Darm. C und D Sporoblastenbildung. E Sporenbildung. (Nach Simond.)

zu den 4 Sporen, welche sich mit einer Membran umgeben und in sich 2 Sporozoiten entstehen lassen. Die Sporen sind kugelig. Die Sporozoiten sind keulenförmig und gebogen; sie liegen mit den dicken Enden aneinander und umfassen mit den zugespitzten einen ziemlich großen Restkörper (Fig. 836 C—E).

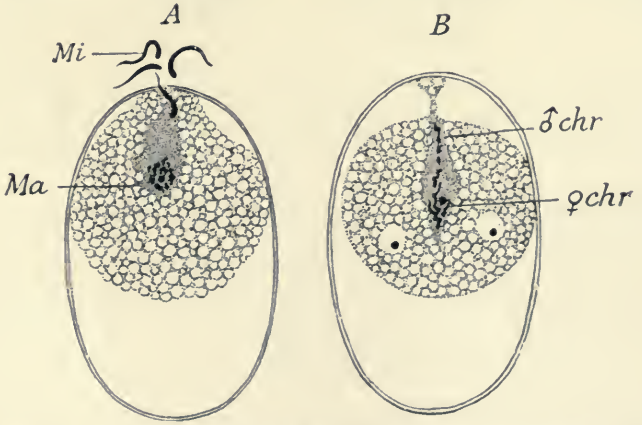



Fig. 837 A u. B. Befruchtung der Eimeria propria. A Eindringen des Mikrogameten. B Bildung der Befruchtungsspindel. *Mi* Mikrogamet. *Ma* Makrogametenkern. ♂ *chr*, ♀ *chr* männlicher und weiblicher Chromotinanteil. (Nach Siedlecki aus Weismann.)

Die Ausbildung der Sporen bis zu diesem Zustand vom Zeitpunkt ab, wo die Oocyste den Darm verließ, dauert 10—14 Tage.

Eimeria salamandrae kommt im Darmepithel von Salamandra salamandra (L.) (Salamandra maculosa) vor. Sie ist weit verbreitet.

In den Epithelzellen liegt der Parasit entweder zwischen dem Kern und der freien Oberfläche des Cylinderepithels (Fig. 834), oder

häufiger sitzt er im Kern der Zelle (Fig. 833). Wir haben also hier einen Fall des seltenen Zellkernparasitismus. Der Schmarotzer nutzt übrigens den Kern nur wie sonst eine Zelle aus. Er ist — was sehr auffallend ist — in seiner Größe an den Zellkern insofern angepaßt, als er nicht, wie die meisten anderen Coccidien, herangewachsen, die ganze Zelle ausfüllt, sondern er nimmt nur den Raum des Kernes ein (Fig. 833), und wie sonst der Kern, zur Seite gedrückt, abstirbt, so geschieht es hier mit den Resten von dessen Chromatin. Wie sonst die Zellreste eine Cyste um das ungeschlechtliche Coccidium vortäuschen, so hier die Kernreste. Liegt der Parasit nicht im Kern, so bleibt er dennoch erheblich kleiner als die Wirtszelle; die Teilungsprodukte liegen dann frei in einer Vakuole der Wirtszelle.

Bei starker Infektion wirkt natürlich auch E. salamandrae als Erreger eines krankhaften Zustandes.

Der Untergattung Orthospora werden ferner folgende Arten zugezählt:

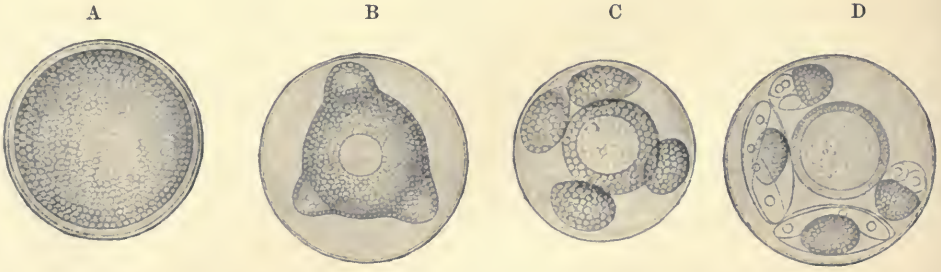



Fig. 838 A—D. Eimeria propria (Ai. Schn.). A Oocyste. B Bildung der Sporoblasten. C Oocyste mit 4 Sporoblasten und einem größeren Restkörper, welcher eine Vakuole enthält. D Reife Oocyste mit 4 Sporen, deren jede einen großen Restkörper neben den 2 Sporozoiten enthält. (Nach Ai. Schneider aus Wasielewski.)

**5. Eimeria propria** Aimé Schn. aus Molge-(Triton-)Arten (Molge cristata, palmata, punctata).

Die Oocyste dieser Art ist gestreckt-oval bis kugelig und mißt 21—30:30—36 μ. Sie enthält einen großen Restkörper und 4 Sporen, welche 30—35 μ lang werden und ebenfalls einen großen Restkörper neben 2 Sporozoiten enthalten (Fig. 838).

**6. Eimeria ranarum** Labbé, aus dem Dünndarm von Rana esculenta, ist der vorigen Art sehr ähnlich.

Vielleicht gehören hierher die Fischparasiten:

E. gasterostei (Thél.) aus dem Stichling, E. Wierzejskii Hofer aus dem Karpfen. Letztere Form ist dadurch ausgezeichnet, daß sie stets im Körper eines Myxosporids eingebettet gefunden wurde.

### d) Untergattung: **Paracoccidium** Lav. u. Mesn.

Der Makrogamet bildet seine Hülle erst nach der Befruchtung. Die Sporoblasten machen kein Pyramidenstadium durch, und was das Bemerkenswerteste ist, die Sporenhülle wird alsbald nach Bildung der Sporozoiten wieder aufgelöst, so daß letztere frei in der Oocyste liegen.

### 7. Eimeria Prevoti (Laveran u. Mesnil).

1902 Paracoccidium Prevoti Laveran et Mesnil, in: C. R. Soc. Biol. Vol. 54. p. 857.

Diese Form weicht in der agamen Fortpflanzung nicht wesentlich von E. Schubergi ab. Auch die Gametenbildung und Befruchtung ist ähnlich. Bei der Sporenbildung entstehen zunächst 4 Sporoblasten nebst einem Restkörper. Die Sporoblasten bilden dann eine dünne Sporenhülle und innerhalb derselben 2 Sporozoiten nebst einem Restkörper. Unmittelbar darauf wird die Sporenhülle wieder aufgelöst, und die 8 Sporozoiten liegen neben den Restkörpern (4 + 1) frei in der Oocyste.

Die Art, welche im Darm von Rana esculenta L. vorkommt, ist offenbar von typischen Eimerien abzuleiten.

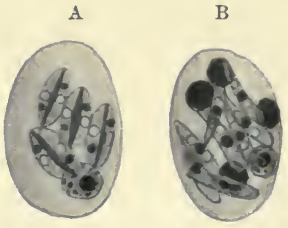



Fig. 839 A u. B. Eimeria Prevoti (Lav. und Mesn.). A Oocyste mit 4 Sporen zu je 2 Sporozoiten, nebst einem Oocystenrestkörper. B Reife Oocyste; die Sporenhüllen sind wieder aufgelöst; 8 freie Sporozoiten, ein Oocystenrestkörper (blaß, bläschenförmig) und 4 Sporenrestkörper (dunkel, dicht), vorhanden. (Nach Laveran u. Mesnil.)

### e) Untergattung: Crystallospora Labbé.

Diese Untergattung, welche sich sonst im allgemeinen an die typischen Eimerien anzuschließen scheint, unterscheidet sich von den übrigen Untergattungen durch den Besitz von Sporen, welche die Gestalt einer Doppelpyramide haben.

### 8. Eimeria crystalloides (Thélohan).

1893 Coccidium crystalloides Thélohan, in: C. R. Acad. Sci. Paris. Vol. 117. p. 247.

Die einzige bisher bekannte Art dieser Gruppe enthält in der kugeligen dünnwandigen Oocyste 4 kristallförmige Sporen (vgl. Fig. 812 F, S. 821) mit je 2 Sporozoiten. Die Oocyste hat einen Durchmesser von 20—24 μ, die Sporen 9—10 : 15 μ.

Die Art lebt im Darmepithel von Motellaarten (M. maculata, fusca, tricirrata).

---

Wahrscheinlich in die Untergattung Eimeria gehören noch folgende Formen:

### 9. Eimeria avium (Silvestrini u. Rivolta).

1873 Psorospermium avium Silvestrini e Rivolta, in: Giorn. Anat. Fisiol.
1886 C. rivolta Harz, in: Koch, Enzyklop. d. ges. Tierheilk. u. Tierzucht.
1891 C. perforatum Railliet et Lucet, in: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 43. p. 820.
1891 C. tenellum Railliet et Lucet, in: Bull. Soc. Zool. France. Vol. 16. p. 250.
1899 C. avium (S. e R.) Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 68 (das. Literatur).
1899 ? (Schiz.) Pfeifferella avium (Labbé), in: Arch. Zool. exp. Sér. 3. Vol. 4. p. 541 und: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 61.
1908 Morse, G. B., White Diarrhea of chicks, with Notes on Coccidiosis in Birds. Circular 128. U. S. Dept. Agricult. Bureau of Animal Industry.

1909 Hadley, P. B., Studies in avian Coccidiosis. 1. White Diarrhea of chicks, 2. Roup of fowls. In: Centralbl. f. Bakteriol. etc. I. Abt. Orig. Vol. 50. p. 348.
1909 Fantham, H. B., The life-cycle of Eimeria (Coccidium) avium Silvestrini and Rivolta. In: Proc. Zool. Soc. London. p. 886.
1910 — The morphology and life-history of Eimeria (Coccidium avium): a sporozoon causing a fatal disease among young grouse. Ibid. p. 672.
1910 — Experimental studies on avian Coccidiosis, especially in relation to young grouse, fowls and pigeons. Ibid. p. 708.

Die ungeschlechtlichen Individuen dieser Art haben eine Länge von 10—12 μ. Bei der agamen Fortpflanzung sind die Sprößlinge in einem Bündel mit parallelen Längsachsen gelagert.

Die geschlechtlichen Zustände sind bekannt. Die Oocysten sind grünlich oder gelblich gefärbt durch zahlreiche Granula, welche sie enthalten. Die Hülle ist dünn. Es kommen verschiedene Gestalten der Oocyste vor; gewöhnlich ist sie oval, indem sie 24—36 μ lang und 12—22 μ breit ist; sie kann aber auch birnförmig und kugelig bei einem Durchmesser von 24 μ sein.

Der Restkörper in der Oocyste nach Entstehung der 4 Sporen ist sehr klein; auch die letzteren enthalten einen Restkörper.

Die Sporen entwickeln sich im Kot in 2—3 Tagen. E. avium kommt im Hausgeflügel vor: in Hühnern, Gänsen, Enten, Truthühnern, Fasanen, Pfauen. Sie kommt aber auch bei wilden Vögeln vor, so beim Moorhuhn, Lagopus scoticus. Dort schmarotzt sie im Darmepithel und kann schwere Erkrankungen hervorrufen. Epidemien in einzelnen Züchtereien sind in Europa und Amerika nicht selten beobachtet worden. Dabei waren es vor allem die jungen Tiere, welche in Mengen starben. (Wahrscheinlich gehört der unter dem Namen Amoeba meleagridis von Smith beschriebene Parasit hierher.) In Amerika wird die Coccidiosis des Geflügels auch als weiße Diarrhöe bezeichnet. Nach einigen Autoren sind aber bei letzterer Krankheit Bakterien die Erreger oder doch mitbeteiligt. In Amerika wurde auch Infektion der Leber durch die Coccidien beobachtet. Fantham gelang Uebertragung der E. avium von Lagopus scoticus auf Tauben und Hühner.

### 10. Eimeria truncata (Railliet u. Lucet).

1891 Railliet et Lucet, in: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 43.
1899 Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 68 (das. Literatur).

Von dieser Coccidie ist nur die Sporogonie bekannt. Die Oocysten messen 10—20 μ in der Länge und 13—16 μ in der Breite. Sie zeigen am oberen Ende eine breite Mikropyle.

E. truncata kommt in den Darmkanälen der Niere von Hausgänsen vor.

In der Niere kommen Substanzzerstörungen vor, welche aber nicht so weit gehen wie etwa in der Kaninchenleber bei Infektion mit E. Stiedae.

Die Krankheitserscheinungen sind sehr eigentümliche, die erkrankten Tiere sollen nicht mehr stehen können, sondern stets mit gespreizten Beinen auf den Rücken fallen.

### 11. Eimeria Pfeifferi (Labbé).

1896 Labbé, in: Arch. Zool. expér. (3) Vol. 4. p. 548; auch: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 68.

Die Oocyste ist 18 μ lang, 16 μ breit. Die Sporen entwickeln sich in 3 Tagen.

Das Coccidium lebt im Darm der Taube; auch ruft es heftige endemische Krankheiten hervor. Die Faeces sind dabei sehr flüssig und enthalten zahlreiche Oocysten.

### 12. Eimeria Faurei (Mouss. u. Mar.).

1902 Moussu et Marotel, La coccidiose du Mouton et son parasite. In: Arch. Parasitol. Vol. 6. p. 82.

Eine noch nicht einwandfrei erforschte Form aus dem Darmkanal von Lämmern, deren Sporogonie typisch verläuft, während die agamen erwachsenen Individuen und die Mikrogametocyten 250—300 μ Durchmesser erreichen sollen. Sehr merkwürdig wäre auch die außerordentliche Kleinheit der agamen Sprößlinge.

### 13. Eimeria mitraria Lav. u. Mesn.

1902 Laveran u. Mesnil, Sur quelques Protozoaires parasites d'une Tortue d'Asie. In: C. R. Acad. Sci. Paris. Vol. 135. p. 609.

Diese schon durch ihre Oocystenform sehr merkwürdige Coccidie wurde im Dickdarm von Damonia Reevesi entdeckt. Sehr eigenartig ist, wenn sie sich bestätigt, die Tatsache, daß diese Art den Hauptteil ihrer Entwicklung extracellulär durchmacht. Denn außer den Oocysten fanden sich frei im Dickdarmlumen, dem Epithel nur angelagert, Agameten in allen Vermehrungsstadien, Mikrogametocyten, Makrogameten. In den Epithelzellen ließ sich keine Spur von den Parasiten nachweisen.

---

Wir haben damit nur einen kleinen Teil der Arten von Eimeria erwähnt. Eine größere Anzahl der erwähnten Formen besitzt eine nicht unbeträchtliche praktische Bedeutung; andere Formen sind hauptsächlich aus theoretischem Interesse angeführt. Es ist aber sehr wohl möglich, daß von den zahlreichen Arten, welche in nicht domestizierten Tieren vorkommen, manche unter diesen auch Seuchen hervorrufen können. Dies anzunehmen, ist besonders naheliegend bei den zahlreichen Formen in Seevögeln und Fischen, deren Infektionsverhältnisse noch ganz unbekannt, jedenfalls aber von besonderem Interesse sind.

## 6. Unterfamilie: **Barrouxinae** Lég.

### Gattung: **Barrouxia** Schneider.

Zur Gattung Barrouxia gehören Arten mit zahlreichen Sporen in der Oocyste; jede dieser Sporen enthält nur einen Sporozoiten. Wahrscheinlich werden sich nach dem Vorschlage von Mesnil die Arten folgendermaßen auf Untergattungen verteilen lassen:

1 { Sporenhülle zweiklappig . . . . . 2
  { Die ovale Spore besitzt eine Mikropyle
  { Untergattung **Diaspora** Léger.

2 { Spore mit schwanzartigem Anhang an einem Pol.
  { Untergattung **Urobarrouxia** Mesnil.
  { Spore ohne solchen . . . . . 3

3 { Spore oval, bestachelt . . . Untergattung **Echinospora** Léger.
  { Spore linsenförmig, glatt . . . Untergattung **Barrouxia** s. str.

Die verschiedenen Arten parasitieren meist im Darm von Myriopoden. Wir erwähnen nur:

**Barrouxia ornata** Schneider.

1885 Aimé Schneider, Tablettes zoologiques. Vol. 1. p. 4.
1897 (Schiz.) Eimeria nepae Schneider. ebenda. Vol. 2. p. 5.

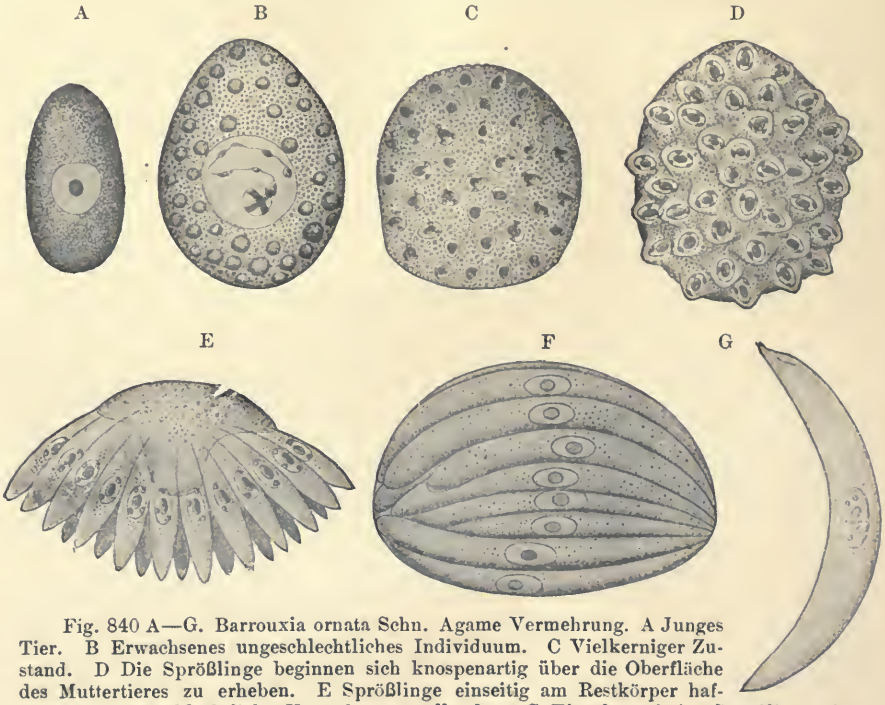



Fig. 840 A—G. Barrouxia ornata Schn. Agame Vermehrung. A Junges Tier. B Erwachsenes ungeschlechtliches Individuum. C Vielkerniger Zustand. D Die Sprößlinge beginnen sich knospenartig über die Oberfläche des Muttertieres zu erheben. E Sprößlinge einseitig am Restkörper haftend. F Ungeschlechtliche Vermehrung vollendet. G Einzelner freier Sprößling. (Aus Wasielewski nach Schneider.)

Alle Arten der Untergattung Barrouxia s. str. sind durch scheibenförmige Sporen ausgezeichnet, deren Hülle aus zwei durch eine schon im frischen Zustand sichtbare Naht verbundenen Halbschalen besteht (Fig. 842 C—F). Die Sporen enthalten nur einen relativ großen Sporozoiten (Fig. 842 F).

Fig. 841. Sporen in Oocyste von Barrouxia Schneideri (etwas schematisiert). Vergr. 1000. (Nach Schellack und Reichenow.)

Barrouxia ornata ist durch sehr schöne klare Verhältnisse ausgezeichnet; die geschlechtlichen Zustände der Art sind allerdings nicht genauer bekannt, während sie bei einigen anderen Arten der Gattung studiert worden sind. Aber besonders die jungen ungeschlechtlichen Formen und Sporozoiten von B. ornata sind durch ihre ungewöhnlichen Dimensionen sehr zur Demonstration geeignet.

Das junge Tier ist oval, beim erwachsenen sind die Größenverhältnisse 33 : 24 μ. Das Protoplasma ist fein granuliert, gelblich oder grau. Der Kern ist sehr groß (13 : 11 μ), der

zentrale Binnenkörper in ihm erreicht einen Durchmesser von 4 μ (Fig. 840 A u. B).

Die Sprößlinge der ungeschlechtlichen Vermehrung sind ebenfalls sehr groß (55 μ); sie sprossen nur auf einer Hemisphäre des Muttertieres (Fig. 841 C—E). Sie sind sichelförmig und haben einen großen deutlichen Kern (Fig. 841 F u. G).

Die Oocyste ist kugelig und erreicht einen Durchmesser von 34 bis 37 μ (Fig. 842 A). In ihr werden zahlreiche Sporen gebildet, welche ellipsoid gestaltet sind und zwei Hüllen besitzen: die äußere

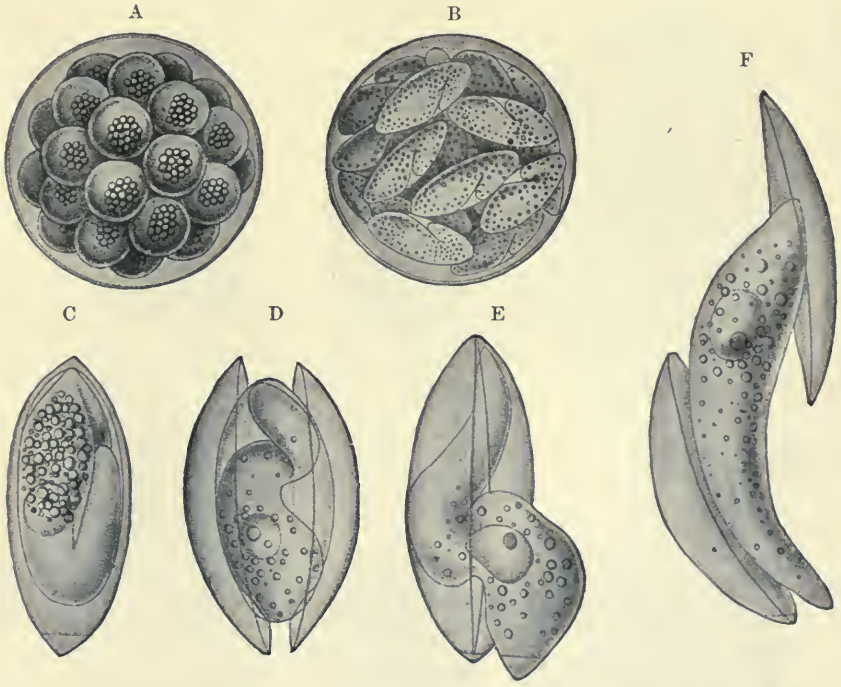



Fig. 842 A—F. Barrouxia ornata Schn. Sporogonie und Sporen. A Sporoblasten. B Sporen. C—F Reife Sporocyste und Austritt des Sporozoiten; bei D ist Endospor und Exospor zu sehen. (Aus Wasielewski nach Schneider.)

(Exospor) zeigt schon im geschlossenen Zustand die Längsnaht sehr deutlich (Fig. 842 C, D), in welcher die beiden Schalenhälften unter dem Einfluß des Darmsaftes des Wirtes sich öffnen, die innere (Endospor), ein einfacher Sack, reißt ein und läßt den einzigen großen Sporozoiten austreten (Fig. 842 E u. F). Die Sporen können bis zu 20 μ Länge, 10 μ Breite erreichen, die Sporozoiten 20:5,25 μ. B. ornata lebt im Darmepithel von Nepa cinerea, dem Wasserskorpion.

Neuerdings ist Barrouxia Schneideri aus dem Darm von Lithobius forficatus genauer untersucht worden, eine Art mit 3—30, meist 10—16 langgestreckten Sporen mit zugespitzten Enden (Fig. 841) in der 20—40 μ langen Oocyste (Schellack und Reichenow).

### 7. Unterfamilie: **Caryotrophinae** Lég.

### Gattung: **Caryotropha** Siedl.

Coccidien mit etwas kompliziertem Generationswechsel, bei welchem der Befruchtung keine Syzygienbildung der Gametocyten vorangeht. Die Bildung der jungen Agameten erfolgt nicht direkt, sondern nach vorhergehender Teilung des erwachsenen Coccids in

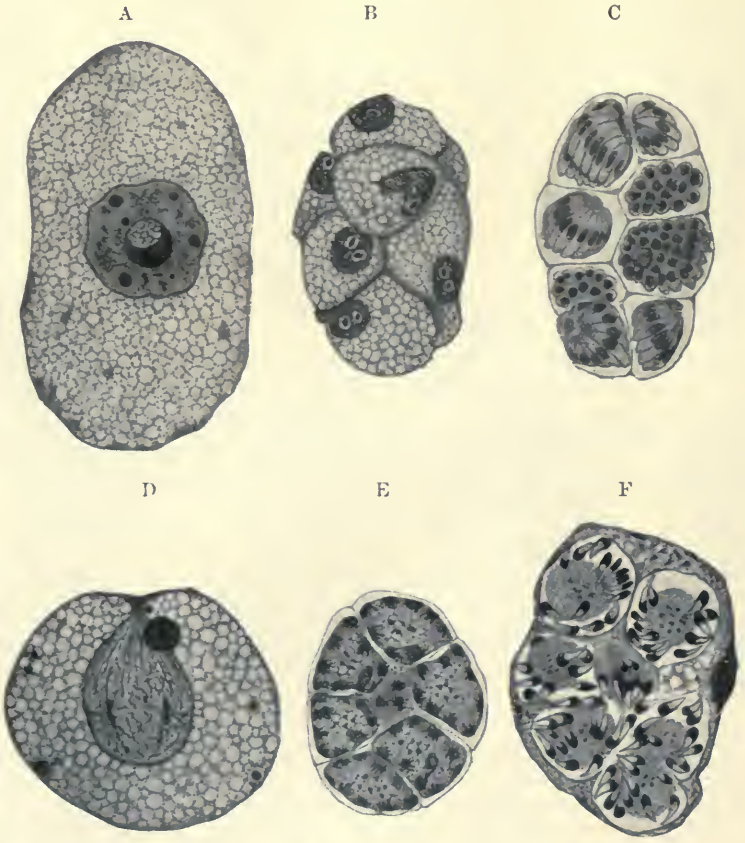



Fig. 843 A—F. Caryotropha Mesnili Siedl. A Erwachsener Agamet. B Dessen Zerfall in „Agametoblasten". C Die letzteren sekundär in Bündel junger Agameten geteilt. D Makrogamet, sein Karyosom ausstoßend. E Individuum in mehrere „Mikrogametoblasten" zerfallen. F Letztere erzeugen die Mikrogameten. (Nach Siedlecki.)

eine Anzahl von „Agametoblasten" (Fig. 843 B) durch multiple Teilung. Aehnlich erfolgt eine multiple Teilung vor der Bildung der Mikrogameten; der Makrogametocyt dagegen wird ohne eingeschaltete multiple Teilung als Ganzes zum befruchtungsreifen Makrogameten, indem außer den Erscheinungen am Kern, Aufspeicherung von Reservesubstanzen und Abscheidung einer von einer Mikropyle durchbohrten Hülle eintritt. Die Oocyste enthält zahlreiche Sporen, deren jede wiederum eine größere Anzahl von Sporozoiten beherbergt.

**Caryotropha Mesnili** Siedlecki.

1902 Siedlecki, Cycle évolutif de la Caryotropha Mesnili. In: Bull. Acad. Sci. Cracovie. p. 561.

Diese einzige bekannte Art der Gattung schmarotzt in der Leibeshöhle des marinen Polychäten Polymnia nebulosa, und zwar in den Spermatogonien, welche in Büscheln vereinigt sind. Die großen ovalen Agameten haben einen großen Kern mit sehr großem zentralen Binnenkörper. Infolge ihrer eigenartigen Vermehrung (Fig. 843 B u. C) findet man in einer Wirtszelle immer entweder ganze einzelne Individuen oder Ansammlungen von solchen. Die Einzelindividuen sind entweder ungeteilte Agameten (Fig. 843 A) oder Makrogameten (Fig. 843 D). Die Individuengruppen sind entweder geteilte Agameten, welche sich dann zu den sichelförmigen jungen Agameten (10—15 Bündel von je 20 bis 30 Sprößlingen) weiter teilen (Fig. 843 B u. C); oder es sind

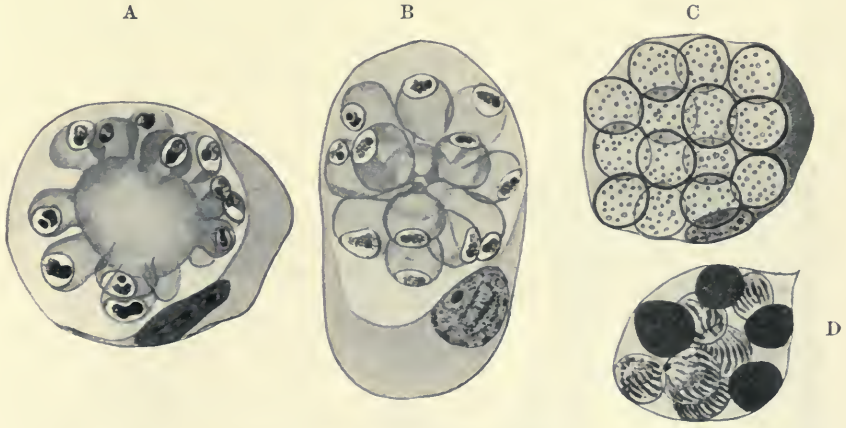



Fig. 844 A—D. Klossiella muris Smith u. Johnson. Stadien der Entwicklung in den Epithelzellen. A—C Teilung des erwachsenen Agameten in 6—14 Tochterkugeln. D In jeder derselben werden 30—35 Sprößlinge (ob junge Agameten?) ausgebildet (Nach Smith u. Johnson.)

Mikrogametocyten, welche eine Zwischenteilung durchgemacht haben, ehe sich die einzelnen (10—15) entstandenen Produkte in Büschel von Mikrogameten weiterteilen (Fig. 843 E u. F).

Die Oocyste, welche erst nach der Befruchtung eine Hülle erhält, schließt ca. 20 kugelige Sporen ein, je zu 12 Sporozoiten.

## Gattung: **Klossiella** Smith und Johnson.

**Klossiella muris** Smith und Johnson.

1902 Smith and Johnson, On a Coccidium, parasite in the renal epithelium o the mouse. In: Journ. exp. Medic. Vol. 6. p. 303.

In der Niere der Maus findet sich als einziger Vertreter dieser Gattung ein Parasit, der wohl in diese Familie einzureihen ist. Die für die agamen Stadien erklärten Formen finden sich in den Glomerulis, während die angebliche Sporogonie im Epithel der Tubuli contorti vor sich geht. Letztere Stadien erinnern allerdings vielmehr an die agamen Stadien von Caryotropha (Fig. 844). Genauere Untersuchung der interessanten Form wäre sehr erwünscht.

Der Parasit wurde in Cambridge, Massachusetts, Amerika, gefunden.

### 8. Unterfamilie: **Angeiocystinae** Lég.

### Gattung: **Angeiocystis** Brasil.

**Angeiocystis audouiniae** Brasil.

1904 Brasil, Sur une Coccidie nouvelle, parasite d'un Cirratulien. In: C. R. Acad. Sci. Paris. Vol. 139. p. 645.
1909 — Documents sur quelques Sporozoaires d'Annélides. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 16. H. 2. p. 125.

Aehnlich wie bei der unten erwähnten Gattung Orcheobius sind auch bei dieser die Agameten sehr langgestreckt (Monocystis-ähnlich), indem sie bei 50 μ Länge nur 16 μ Breite besitzen. Die Oocysten enthalten 4 Sporen, deren jede zahlreiche, bis zu 30 Sporozoiten einschließt.

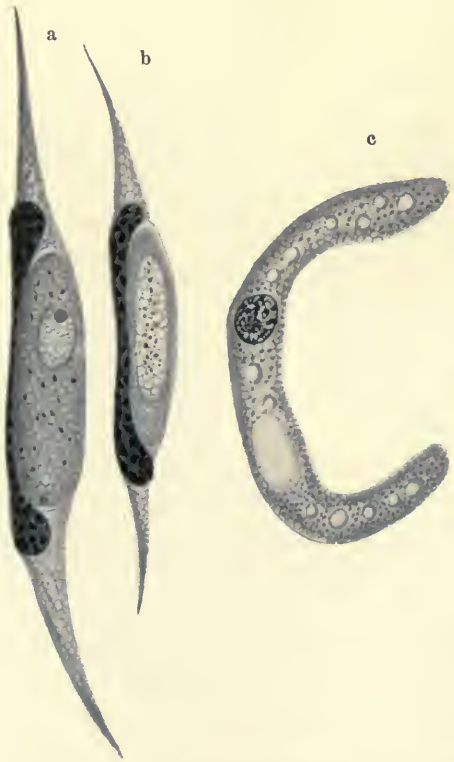



Fig. 845 a—c. Leucocytozoon Ziemanni. a Makrogamet. b Mikrogamet. c Ookinet. Vergr. ca. 1200. (a und b nach Reichenow, c nach Schaudinn.)

### 9. Unterfamilie: **Leucocytozoinae** n. sbf.

An dieser Stelle fügen wir vorläufig die vielumstrittene Gattung Leucocytozoon ein. Die neueren Untersuchungen haben es sehr wahrscheinlich gemacht, daß auch dieser Blutparasit ein Coccidium ist. Die Formen im strömenden Blut von Vögeln erinnern durchaus an Gametocyten von Coccidien (Fig. 845 a u. b).

Bei Leucocytozoon Lovati hat Fantham eine typische Coccidien-Schizogonie entdeckt. Ueber die geschlechtliche Vermehrung wissen wir noch nichts Sicheres. Wenn aber Schaudinns Angaben über die Mikrogametenbildung und Befruchtung zutreffend sind, so würde die Gattung sich den Eimeriden anschließen.

Einzelheiten sind unten bei Besprechung der einzigen Gattung, die bisher unterschieden wird, erörtert.

### Gattung: **Leucocytozoon** Danilewsky.

Auch bei dieser Gattung finden sich ähnlich wie bei Hämogregarinen (s. diese S. 867) im peripheren Blut der Wirtsvögel nur die Gametocyten.

Sie liegen da in einer Hülle, deren Herkunft zu mancherlei Meinungsverschiedenheiten Anlaß gegeben hat. Diese Hülle ist meist langspindelförmig und wurde von Schaudinn für einen Teil des Parasiten gehalten. Nach neuen Untersuchungen ist sie aber eine Blutzelle des Vogels, in welcher der hämogregarinenähnliche Parasit liegt. Neben ihm liegt der Kern der Zelle, meist hantelförmig zerdehnt. Manchmal findet man auch zwei Parasiten, sogar solche verschiedenen Geschlechts, in einer Wirtszelle.

Man unterscheidet Makro- und Mikrogametocyten; erstere sind größer, haben einen kleinen Kern mit Nucleolus und im Plasma reichlich Reservesubstanz (Volutin); letztere sind kleiner, haben großen Kern ohne Nucleolus und entbehren des Reservestoffes. Beide sind langoval (Fig. 845 a u. b).

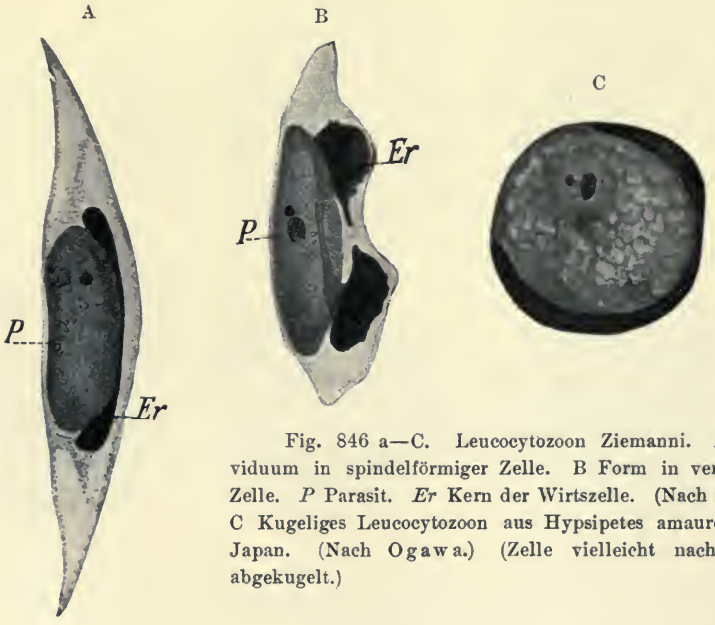



Fig. 846 a—C. Leucocytozoon Ziemanni. A Individuum in spindelförmiger Zelle. B Form in verkürzter Zelle. *P* Parasit. *Er* Kern der Wirtszelle. (Nach Lühe.) C Kugeliges Leucocytozoon aus Hypsipetes amaurotis aus Japan. (Nach Ogawa.) (Zelle vielleicht nachträglich abgekugelt.)

Ihre Weiterentwicklung findet sicher in einem am Vogel blutsaugenden Arthropoden statt. Schaudinn glaubte in Culex pipiens den Ueberträger sehen zu dürfen. Wie Reichenow mit Recht hervorhebt, dürfte wohl eher eine blutsaugende Milbe aus der Familie der Gamasiden in Betracht kommen, deren so viele auf Vögeln schmarotzen. Die von Schaudinn in der Schnake beobachteten Stadien dürften sich dort wohl wie auf dem Objektträger im verdünnten Medium entwickelt haben, wie das ja auch bei Malariaparasiten und Hämoproteiden möglich ist. In Culex scheint aber keine normale Weiterentwicklung zu erfolgen.

Wie ich schon in der vorigen Auflage dieses Lehrbuchs hervorhob, gehören die von Schaudinn beobachteten geschlechtlichen Vorgänge in der Stechmücke wohl wirklich zu Leucocytozoon und verlaufen nach dem Typus der Eimeridenbefruchtung. Der Makrogamet kugelt sich ab und wird von einem der langen, fadenförmigen

Mikrogameten befruchtet, welche zu je 8 von einem Mikrogametocyten gebildet werden. Die Zygote wird zu einem beweglichen Ookineten.

Ob in den Milben eine Weiterentwicklung stattfindet oder die Uebertragung auf den Vogel im Ookinetenzustand stattfindet, ist noch unbekannt. In der Milbe findet wahrscheinlich keine Vermehrung des Parasiten statt; denn Schizogoniestadien sind von Fantham bei einer Form aus dem schottischen Moorhuhn Lagopus scoticus gefunden worden (Fig. 847). Es scheint also, wie auch Reichenow hervorhebt, daß die Leukocytozoen sich in der agamen Fortpflanzung eng an die Hämogregarinen und wohl am engsten an Karyolysus anschließen.

Fig. 847.

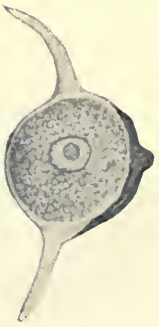


Fig. 847. Leucocytozoon Lovati S. und S. Makrogamet. (Nach Fantham.)

Fig. 848.

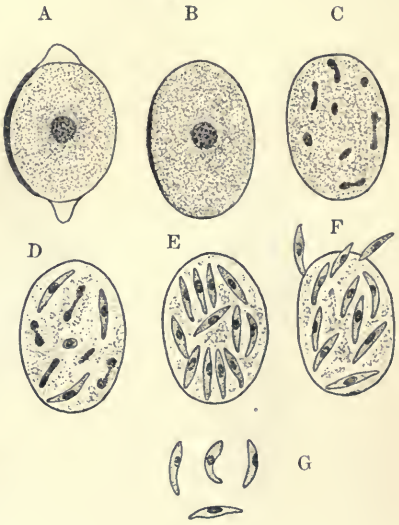



Fig. 848 A—G. Leucocytozoon Lovati S. u. S. Schizogonie in der Milz von Lagopus scoticus. (Nach Fantham.)

Entsprechend den Beobachtungen an L. Lovati wird wohl auch bei den anderen Arten die Schizogonie in den inneren Organen des Vogels stattfinden und coccidienähnlich verlaufen.

Leukocytozoen sind bei Vögeln weit verbreitete Parasiten. Sie sind in Europa und in den verschiedensten überseeischen Gegenden gefunden worden.

Wir heben hervor:

Leucocytozoon Ziemanni (Laveran) im Blut von Raubvögeln.

Leucocytozoon Lovati Seligmann und Sambon im Blut des Moorhuhns Lagopus scoticus, in England und Schottland. Die Gametocyten messen ♂ 13—17 μ : 6—12 μ; ♀ 14—20 μ : 10—16 μ. Ueberträger höchstwahrscheinlich Ornithomya lagopodis.

L. Neavei Balfour in Numida ptilorhynchus im Sudan.

L. Caulleryi Mathis u. Léger im Haushuhn in Tonkin. Die periodische Vermehrung der Stadien im peripheren Blut weist auch bei dieser Form auf das Vorkommen von Schizogonie in den inneren Organen hin.

### 10. Unterfamilie: **Aggregatinae** n. subf.

Die Aggregatinae sind Eimeriden, deren Schizogonie in einem anderen Wirt stattfindet als die Sporogonie. Die Schizogonie, welche in der Darmwand von Krebsen, bei den bisher genauer untersuchten Arten bei Krabben (Taschenkrebsen, Brachyuren) stattfindet, liefert sehr zahlreiche Merozoiten (vgl. Fig. 849). Beim Fressen von Krabben infizieren sich die Tintenfische; die Merozoiten dringen in die Gewebe der Darmwand, vor allem des Spiraldarms der Tintenfische. Hier wachsen sie zu großen Gametocyten heran, umgeben von einer

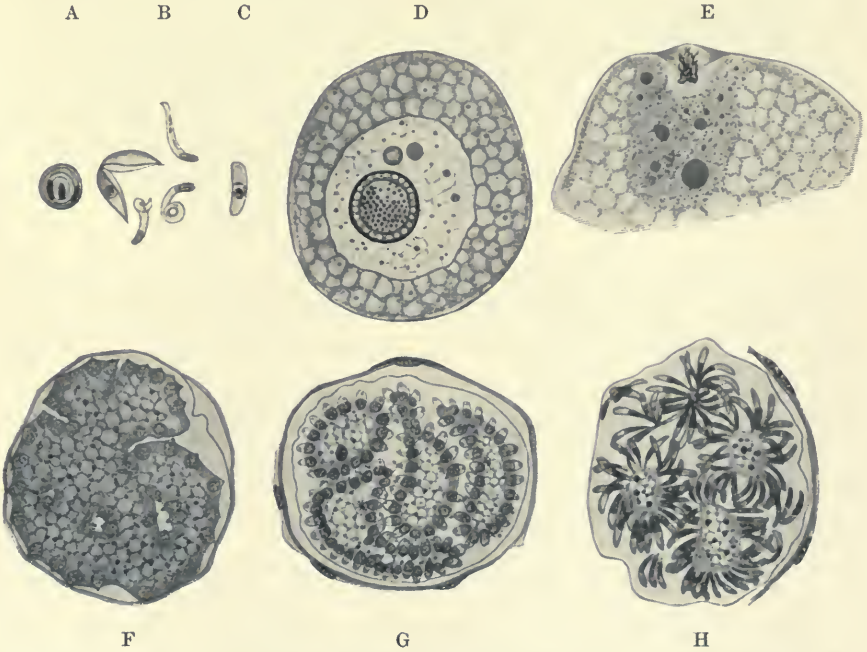



Fig. 849 A—H. Aggregata Eberthi (Labbé). Schizogonie. A Cyste aus Sepia officinalis mit 3 Sporozoiten. B Deren Entleerung im Darm von Portunus. C u. D Stadien des Wachstums und der Ausbildung des Binnenkörpers. E Erste Mitose. F Vielkerniger Zustand. G u. H Bildung der jungen Agameten. (Nach Lêger u. Duboseq.)

vom Wirt gebildeten bindegewebigen Hülle. Die Mikrogametocyten liefern an der Oberfläche des als Restkörper zum größten Teil übrigbleibenden Plasmakörpers sehr zahlreiche Mikrogameten, welche lang, schlank und zweigeißelig sind (Fig. 852 A u. B). Die Makrogametocyten sind groß, von wechselnden Maßen und haben einen sehr großen Karyosomkern, der bei der Reifung an den einen Pol des Plasmakörpers tritt und dessen Oberfläche einen Fortsatz entgegensendet. Hier tritt der befruchtende Mikrogamet ein, worauf eine Befruchtungsspindel wie bei anderen Coccidien sich bildet. Die Oocyste bekommt sogleich eine dünne Hülle. Nachdem der Kern sich unter sehr eigenartigen Bildern vermehrt hat, wobei durch Teilungen viele Centrosomen und Kerne entstehen, zerfällt der ganze Inhalt der Oocyste in zahlreiche Sporoblasten. Diese hatte Moroff für die

Makrogameten gehalten, ihre Befruchtung durch Mikrogameten angenommen und daher die ganze Gruppe für Gregarinen erklärt.

Die Sporoblasten bekommen eine Sporenhülle und werden zu den Sporen. Ihr Kern teilt sich in 3 oder mehr Tochterkerne, und wie auch sonst bei den Coccidien bilden sich entsprechend viele Sporozoiten in den winzigen Sporen, welche das ganze Innere der Oocyste erfüllen. Meist nach deren Platzen geraten sie mit dem zerfallenden Gewebe, das sie einschloß, ins Darmlumen des Tintenfisches und mit dessen Kot ins Wasser. Dort werden sie wohl von den Krabben gefressen, die sich wohl auch gelegentlich durch Fressen von Tintenfischleichen infizieren. Künstliche Infektion der Krabben wie der Tintenfische ist leicht durchzuführen.

Bei den Aggregatinen ist die Zahl der Sporozoiten in den stets sehr zahlreichen Sporen meist gering, 3, 8, 12. Doch gibt es möglicherweise auch Formen mit größeren Sporozoitenzahlen. Bis jetzt sind erst wenig Arten der einzigen Gattung Aggregata klar gekennzeichnet. Die zahlreichen von Moroff beschriebenen Arten werden von den späteren Bearbeitern nicht anerkannt und sollen auf Varietäten einiger weniger Arten begründet sein.

## Gattung: **Aggregata** Frenzel.

1885 Aggregata Frenzel, Ueber einige in Seetieren lebende Gregarinen. In: Arch. f. mikr. Anat. Vol. 24.
1875 Benedenia Aimé Schneider, in: Arch. Zool. expér. Vol. 4.
1883 Klossia Aimé Schneider.
1900 Légeria Blanchard, Les coccidies et leur rôle pathogène.
1902 Eucoccidium Lühe, Ueber Geltung und Bedeutung der Gattungsnamen Eimeria und Coccidium. In: Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. Abt. I. Orig. Vol. 31. p. 771.
1903 Légerina Jacquemet, Sur la systématique des Coccidies des Céphalopodes. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 2.
1908 Aggregata Moroff, Die in den Cephalopoden vorkommenden Aggregata-Arten etc. Ibid. Vol. 11. p. 1.
1908 Aggregata Léger et Duboscq, L'évolution schizogonique de Aggregata Eberthi. Ibid. Vol. 12. p. 44.

Die Arten der Gattung kommen als wirtswechselnde Parasiten bei dekapoden Krebsen (meist Brachyuren, Arten von Carcinus, Portunus, Inachus, Pinnotheres, Eupagurus) und bei Tintenfischen (Arten von Octopus, Sepia usw.) vor. Die Cysten, welche aus dem Darm der letzteren herausgefallen sind, werden mit Detritus usw. von den Krebsen gefressen. In ihrem Darm öffnen sich unter dem Einfluß der Darmsäfte die Cysten, die Sporozoiten kriechen aus, durchbohren die Darmwand bis zur subepithelialen Schicht und wachsen dort gewaltig heran. Die großen, kugeligen Stadien erinnern nicht nur durch die Vorwölbung in die Leibeshöhle, sondern auch durch die im Innern vor sich gehenden Teilungsvorgänge (welche hier allerdings progam sind) an die Cysten der Plasmodien im Darm der Stechmücken.

Durch eigenartige Kernteilungsvorgänge wird der Agamet vielkernig und zerfällt dabei in größere Partien; die Kerne ordnen sich an der Oberfläche dieser Partien an, umgeben sich mit Plasma, und während große Restkörper zurückbleiben, strecken sich die jungen Individuen in die Länge, so daß ein ganz ähnliches Bild entsteht, wie in den Plasmodiencysten bei der Sporozoitenbildung (Fig. 849 und 850).

Die räuberischen Cephalopoden verfolgen und fressen die Krabben. So können die Aggregaten, ohne ins Wasser geraten zu sein, einen neuen Wirt infizieren; sie können also ähnlich wie die Hämosporidien einer schützenden Cystenhülle entbehren.

Fig. 850.

Fig. 850. Aggregata vagans Lég. und Dub. Junge Gregarine, durch das Epithel wandernd, und Cölomcysten, jung und in agamer Vermehrung begriffen. Vergr. 250. (Nach Léger und Duboscq aus Lühe.).

Fig. 851.

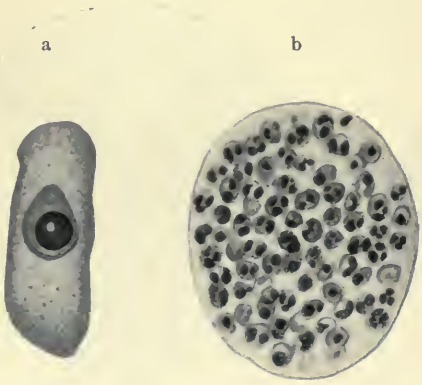



Fig. 851 a u. b. Aggregata Eberthi. a Junger Makrogametocyt. b Reife Oocyste mit Sporen, beide aus Sepia officinalis. Vergr. 800. Original.

Die aus der Schizogonie in der Krabbe stammenden jungen Keime bohren sich im Tintenfisch in die Darmwand ein und gelangen meist in einer Zelle der Submucosa zur Ruhe. Dort wachsen die Individuen heran und erfahren eine geschlechtliche Differenzierung.

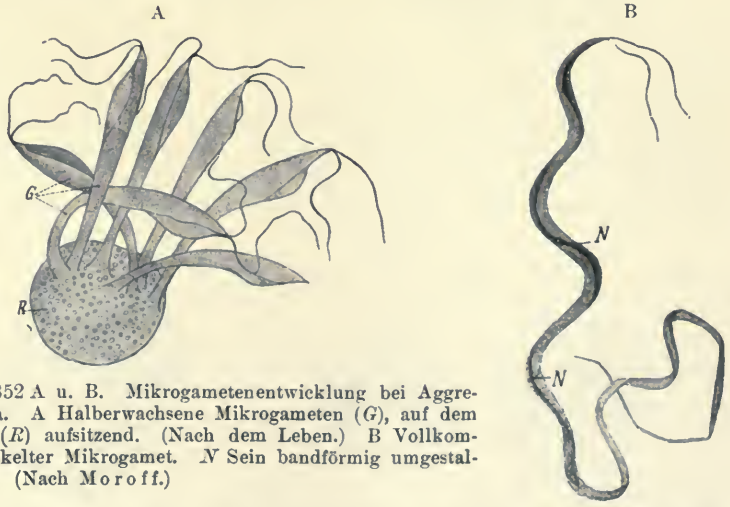



Fig. 852 A u. B. Mikrogametenentwicklung bei Aggregata spinosa. A Halberwachsene Mikrogameten (*G*), auf dem Restkörper (*R*) aufsitzend. (Nach dem Leben.) B Vollkommen entwickelter Mikrogamet. *N* Sein bandförmig umgestalteter Kern. (Nach Moroff.)

Sehr bemerkenswert und cytologisch wichtig sind die eigenartigen Kernteilungsbilder bei der Entstehung der zahlreichen Mikrogameten und später bei der Bildung der zahlreichen Sporoblasten

aus der Zygote. Sie sind wohl als multipolare Mitosen zu deuten, welche durch ein Vorauseilen der Centrosomenteilung vor der Teilung der Kernsubstanzen zu erklären sind. Bei der Sporoblastenbildung

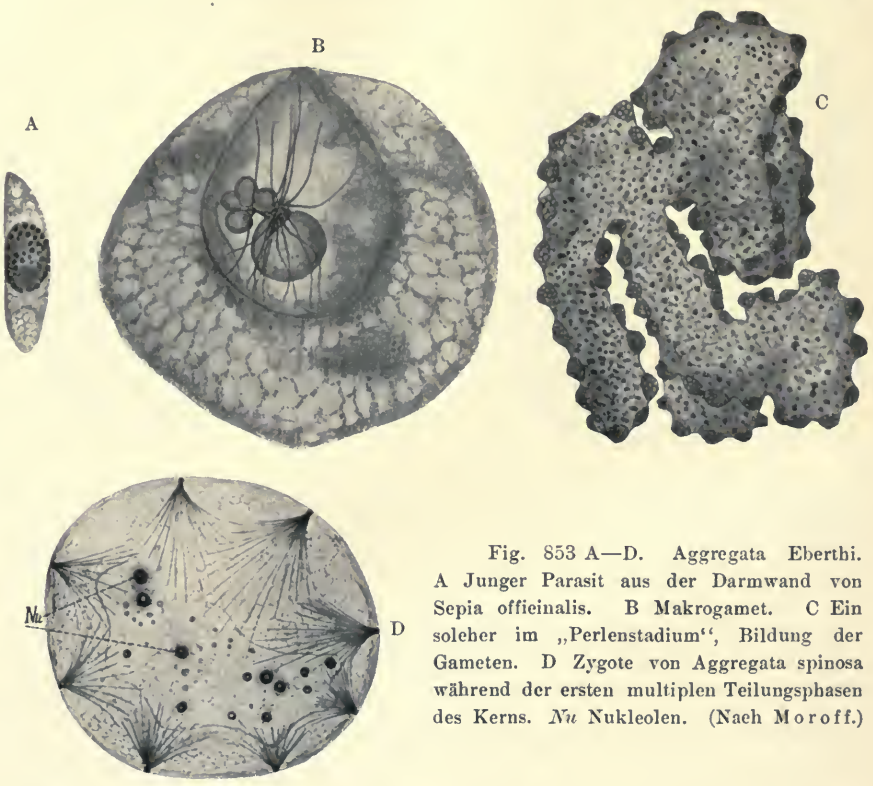



Fig. 853 A—D. Aggregata Eberthi. A Junger Parasit aus der Darmwand von Sepia officinalis. B Makrogamet. C Ein solcher im „Perlenstadium", Bildung der Gameten. D Zygote von Aggregata spinosa während der ersten multiplen Teilungsphasen des Kerns. *Nu* Nukleolen. (Nach Moroff.)

lassen sich zwischen Teilungsstadien Pausen des Teilungsvorgangs mit ruhenden Kernen erkennen. Die Sporen sind glatte Kugeln (Fig. 851), können aber auch auf der Hülle Stacheln tragen (Fig. 854 C).

Während man bei den Crustaceen die Arten der Aggregatinen meist an eine oder wenige nahe verwandte Arten spezifisch gebunden findet, glaubte Moroff bei den Cephalopoden viele Arten in einem

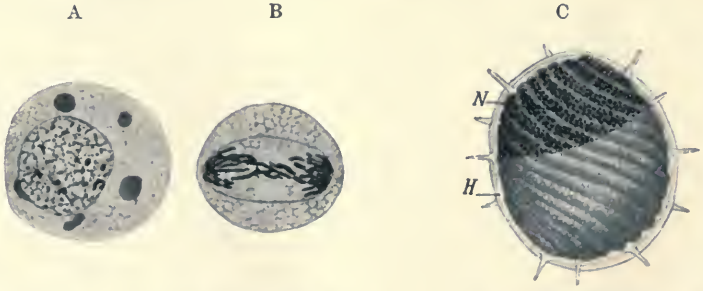



Fig. 854 A—C. Aggregata spinosa Moroff. A Zygote(?). B Erste Teilungsspindel von A. Jaequemeti Moroff. C Reife Sporen mit den Sporozoiten, deren Kerne (*N*) sich alle am oberen Pol befinden. *H* stachelige Sporenhülle. (Nach Moroff.)

Wirt in Sporogoniezuständen nachweisen zu können. Die Richtigkeit dieser Angaben wird neuerdings bestritten.

Die beststudierten Arten sind Aggregata Eberthi (Labbé) aus dem Darm von Portunus depurator (Leach) und P. armatus (Leach), sowie von Sepia officinalis L., ferner A. octopiana Ai. Schn. Moroff beschrieb unter vielen anderen die Arten A. Jacquemeti Mor., A. spinosa Mor., weniger genau bekannt ist A. inachi Sm., deren Gamogonie noch unerforscht ist.

## 2. Familie: **Adeleidae** Lühe.

Die Adeleiden haben dieselbe einfache Form des Generationswechsels wie die Eimerien. Doch sind bei ihnen in der Regel die Mikrogametocyten merklich kleiner als die Makrogametocyten; während des Wachstums erfolgt oft schon auf jungen Stadien Syzygienbildung zwischen den Gametocyten. Stets teilen sich die Mikrogametocyten in meist 4, selten mehr Mikrogameten, welche relativ kurz und plump sind und bei den meisten Gattungen keine Geißeln ausbilden, sondern sich durch wurmartiges Schlängeln bewegen. Der Makrogamet umgibt sich erst nach der Befruchtung mit einer Cystenhülle.

### 1. Unterfamilie: **Legerellinae** Lég.

### Gattung: **Legerella** Mesnil.

Gattung mit geschlechtlichem Dimorphismus der Agameten (?). Die doppelte (oder sogar dreifache) Oocystenhülle umschließt direkt die nicht auf mehrere Sporen verteilten, meist in einem Bündel vereinigten Sporozoiten.

**Legerella nova** Ai. Schneider.

1881 Eimeria nova Aimé Schneider, in: Arch. Zool. expér. Vol. 9. p. 397.
1900 Eimeria nova Léger, in: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 52. p. 575.
1900 Legerella nova Bonnet-Eymard, Sur l'évolution de l'E. nova. Ibid. Vol. 52. p. 659.

Von all den zahlreichen Arten, welche man früher als Gattung Eimeria zusammenfaßte, ehe man die geschlechtliche Fortpflanzung bei den Coccidien kannte, haben die meisten sich als Entwicklungsstadien anderer Coccidien herausgestellt, und zwar als die ungeschlechtliche Generation derselben. Sie sind aber stets nackt und so als Stadien gekennzeichnet, welche den Körper ihres Wirtes nicht verlassen können, ohne durch Eintrocknung zugrunde zu gehen.

Nur wenige Arten zeigen die zahlreichen sichelförmigen Keime, welche sonst so charakteristisch die ungeschlechtlichen Teilsprößlinge repräsentieren, in eine dicke Cyste eingeschlossen. Sie werden jetzt in die Gattung Legerella zusammengefaßt; denn wie Léger nachgewiesen hat, sind tatsächlich diese Cysten die Oocysten, die sichelförmigen Keime, deren sie etwa 30—40 enthalten, die Sporozoiten (Fig. 855 B).

Die Agameten von Legerella sind natürlich ebenfalls nackt; sie sind in weibliche, größere Formen, welche in ca. 30 Sprößlinge zerfallen, und in kleinere, männliche, welche nur 6—8 Sprößlinge bilden, differenziert (?). Die Gametocyten erinnern sehr an diejenigen von Adelea. Die Syzygienbildung erfolgt manchmal, ehe der Makro-

gametocyt ausgewachsen ist; dann umwächst er nicht selten den Mikrogametocyten, der dann in eine Vertiefung des ersteren eingebettet wird. Wie bei Adelea, werden 4 Mikrogameten gebildet.

Die Oocysten von Legerella nova haben einen Durchmesser von 32—37 μ, dabei eine doppelte Wandung, während die ungeschlechtlichen Individuen ebenfalls kugelig, aber erheblich kleiner sind und keine Spur einer Wandung besitzen. Die Oocysten finden sich in den Exkrementen ihrer Wirte, und zwar gewöhnlich schon in vollständig reifem Zustand. Doch kann man sie auch außerhalb des Wirtes in der feuchten Kammer zur Reife bringen, wozu sie dann 14 Tage brauchen.

Legerella nova kommt in den Malpighischen Gefäßen von Glomerisarten (Tausendfüßlern) vor, z. B. Glomeris guttatus Risso in der Provence.

Das Fehlen von Spezialhüllen der Sporozoiten kann sowohl, wie Léger dies tat, als sekundäre Rückbildung gedeutet werden, als auch, worauf Lühe aufmerksam gemacht hat, als Vorhandensein einer einzigen Spore mit vielen Sporozoiten ausgelegt werden. Darauf würde eventuell die doppelte Hülle hinweisen. Die erstere Deutung ließe einen Vergleich mit den Hämosporidien zu, die letztere würde einen interessanten Spezialfall der Coccidiensporulation darstellen.

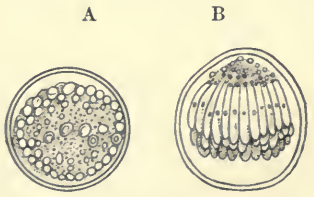



Fig. 855 A u. B. Oocyste von Legerella nova (Schn.). A Befruchtete Oocyste. B Dieselbe mit Sporozoiten und Restkörper. (Nach Schneider.)

Legerella testiculi Cuénot aus dem Hoden von Glomeris ist durch ovale Oocysten, 15—28 Sporozoiten und dreifache Oocystenhülle ausgezeichnet.

## 2. Unterfamilie: **Adeleinae** Lég.

### Gattung: **Adelea** Ai. Schneider.

Die früheren Angaben, daß die Agameten geschlechtlich differenziert seien, hat sich für keine Art bestätigen lassen. In der reifen Cyste finden sich 4 oder mehr ovale, scheibenförmige Sporen mit je 2 Sporozoiten. Von den zahlreichen Arten, welche vorwiegend in Arthropoden vorkommen, seien folgende hervorgehoben:

#### **Adelea ovata** Ai. Schneider.

1875 Aimé Schneider, in: Arch. Zool. expér. Vol. 4. p. 598.
1899 Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 56 (das. Literatur).
1899 Siedlecki, in: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 13. p. 169 (das. neueste Literatur).
1881 (Schiz.) Eimeria Schneideri Bütschli, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 35. p. 405 und Labbé a. a. O. p. 59.
1910 Schellack und Reichenow, Neue Beiträge zur Kenntnis der Lithobius-Coccidien. In: Zool. Anz. Vol. 36. p. 380.

Der von Siedlecki angegebene sexuelle Dimorphismus der Agameten ist nicht bestätigt worden. Nach Schellack und Reichenow waren jene Angaben durch irrtümliche Kombination verschiedener im gleichen Wirt parasitierender Arten bedingt. Die Schizonten sind reich an Reservestoff (Volutin). Sie messen 40—70 μ. in der

Länge, 16—22 μ in der Breite. Bei der Teilung bleibt ein kleiner Restkörper übrig; es entstehen 20—40 Sprößlinge.

Die zu Mikrogametocyten sich entwickelnden Merozoiten wachsen nur wenig heran. Erheblich größer werden die Makrogametocyten, in denen sich kein nachweisbarer Reservestoff bildet.

Fig. 856. Fig. 857.

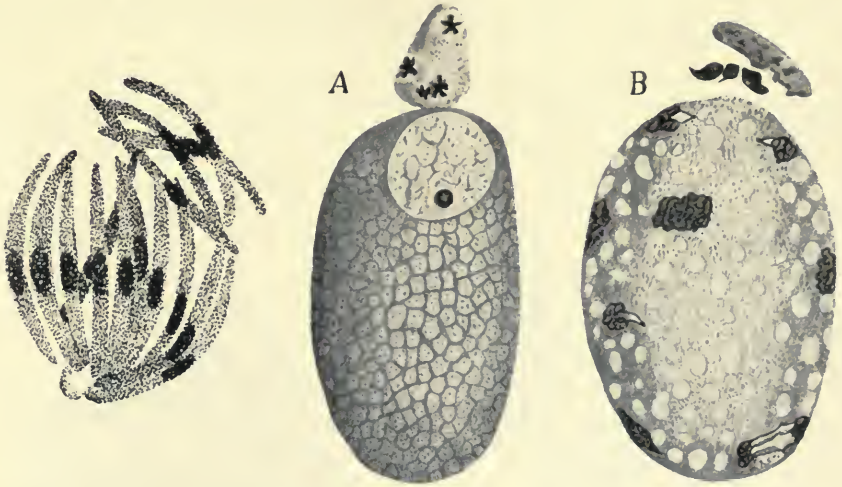



Fig. 856. Agame Vermehrung von Adelea ovata Schn. Links ein kleiner Restkörper. (Aus Lühe nach Siedlecki.)

Fig. 857 A und B. Befruchtung bei Adelea ovata (Schn.) und darauf folgende Kernvermehrung. A Mikrogametocyt, am Makrogameten haftend. B Restkörper und 3 abgestorbene Mikrogameten neben dem Makrogameten, in welchem das Synkaryon schon mehrere Teilungen durchgemacht hat. (Nach Siedlecki.)

Die Mikrogametocyten wandern aus der Wirtszelle in das Darmlumen aus und suchen — wohl durch chemotaktische Wirkung angezogen — die Makrogameten auf. Meist heftet sich nur einer an einen Makrogameten, nach Dobell nicht selten auch zwei. Sie heften oder kleben sich an irgendeiner Stelle der Körperoberfläche derselben an, wandern aber sodann regelmäßig nach dem einen Pol der ellipsoiden Makrogameten. Dort teilt sich im Mikrogametocyten der Kern, so daß 4 Kerne vorhanden sind (Fig. 857 A), um welche sich 4 Mikrogameten bilden. Auch hier bleibt ein Restkörper übrig, welcher noch lange neben der Oocyste nachweisbar ist, ebenso wie die 3 übrigbleibenden Mikrogameten; denn es dringt von ihnen nur einer ein, um die Befruchtung zu vermitteln (s. Fig. 857 B). Vor der Befruchtung wird der Binnenkörper aufgelöst, nicht ausgestoßen. Reifungserscheinungen kamen nicht zur Beobachtung.

Der Kern der Oocyste teilt sich viele Male (Fig. 857 B), und so entstehen zahlreiche Sporen in der Oocyste. Jede derselben enthält zuletzt 2 Sporozoiten und einen großen Restkörper (Fig. 858 und 859). Die Kerne der Sporozoiten, welche nach der Teilung je an einem Pol liegen (Fig. 858), wandern später noch in die Mitte der Sporozoiten.

Geraten die Sporen in den Darm des Wirtes, Lithobius forficatus, so öffnet sich ihre Schale in 2 Klappen, wie eine Muschel, und die Sporozoiten dringen in Darmepithelzellen.

Die übrigen Arten der Gattung Adelea sind in den meisten Punkten sehr ähnlich:

**Adelea Mesnili** Perez.

1903 Perez, Sur une coccidie nouvelle, Adelea Mesnili, parasite cœlomique d'un Lépidoptère. In: C. R. Soc. Biol. Paris. Vol. 51. p. 694, und: Arch. f. Protistenkunde. Vol. 2. p. 1.

Auch hier ist der geschlechtliche Dimorphismus bestritten. Die Befruchtung geht ganz wie bei A. ovata vor sich. Bemerkenswert ist, daß die Entwicklung der Mikrogameten vor sich gehen kann, ohne daß Syzygienbildung mit einem Makrogametocyten erfolgt ist. Die Oocysten messen 30—50 μ in der Länge und 20—35 μ in der Breite. Sie enthalten 3—9 (durchschnittlich 6—8) Sporen von 15 μ

Fig. 858.

Fig. 858. Noch nicht ganz reife Spore von Adelea ovata (Schn.). (Nach Siedlecki.)

Fig. 859.

Fig. 859. Adelea zonula. Oocyste mit jungen Sporozoiten in den Sporen. (Nach Moroff.)

Durchmesser. Die Art befällt fast alle Organe, vor allem aber die Fettkörperzellen der Motte Tineola biselliella Zll. (vgl. Fig. 301 und 302, S. 325).

Sehr ähnliche Entwicklung scheinen Adelina dimidiata (Ai. Schn.), A. akidium Léger, A. tipulae Léger, Adelea zonula Moroff (Fig. 859) und andere Formen zu haben. A. dimidiata bildet übrigens durch die kugelige Gestalt ihrer dickwandigen, in einer kugeligen dickwandigen Oocyste eingeschlossenen Sporen einen Uebergang zu Klossia.

Eine weitere, Adelea in der Entwicklung nahestehende Form, deren Oocysten jedoch im reifen Zustand 3 Sporen zu je 4 Sporozoiten enthalten, wurde von Léger zur Vertreterin der Gattung Chagasia gemacht. Es ist dies Chagasia Hartmanni (Chagas) aus der brasilianischen Hemiptere Dysdercus ruficollis L. Einen Uebergang zwischen Adelea und Klossia bildet die Gattung Hyaloklossia Labbé, bei welcher (H. Pelseneeri Léger) in der nämlichen Oocyste zahlreiche Sporen mit 2 und mit 4 Sporozoiten vorkommen.

Mit Vorbehalt wird hier auch die Gattung Minchinia Labbé eingefügt, deren Sporen zwei Sporozoiten umschließen; die Sporenhülle ist in lange Fäden verlängert (vgl. Fig. 812 A), doch ist von

dieser Gattung die geschlechtliche Entwicklung noch unbekannt. M. chitonis R.-L. kommt in der Leber von Chitonen vor, ähnliche Formen in anderen marinen Schnecken (Trochus, Patella).

## Gattung: **Klossia** Ai. Schneider.

### **Klossia helicina** Ai. Schneider.

1875 Aimé Schneider, in: Arch. Zool. expér. Vol. 4.
1898 Laveran, in: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. (10) Vol. 5. p. 1083.
1899 Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 54 (das. Literatur).

Die Klossien sind durch kugelige Sporen ausgezeichnet, welche 4 Sporozoiten und einen Restkörper enthalten. Wie bei Legerella, verläuft die Sporogonie innerhalb des Wirtes. Schizogonie ist bekannt.

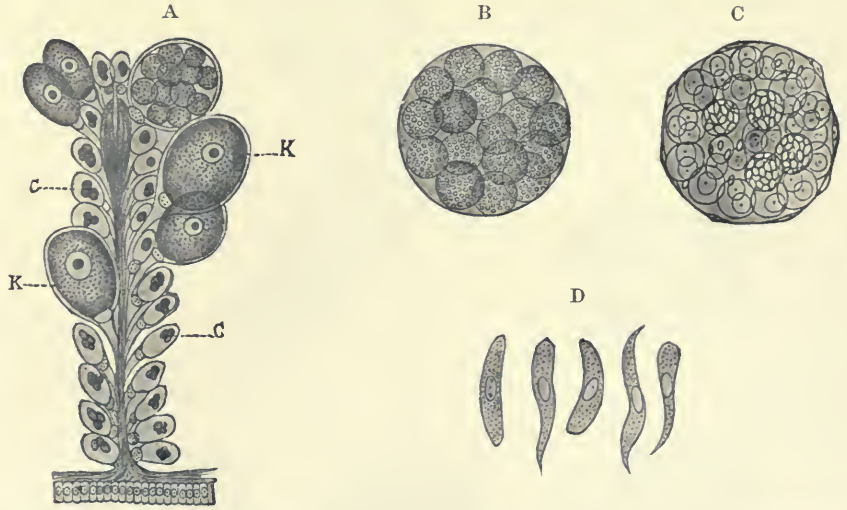



Fig. 860 A—D. Klossia helicina (Schn.). A Nierenschnitt. *K* heranwachsende Klossien, *C* gesunde Epithelzellen mit Harnkonkrementen. B Oocyste mit Sporoblasten. D Desgleichen mit Sporen. D Sporozoiten. (Nach Balbiani aus Wasielewski.)

Die geschlechtlichen Vorgänge sind sehr ähnlich denen bei Adelea (s. dort). Sie sind sämtlich Parasiten von Mollusken.

Die reifen Oocysten von K. helicina sind sehr groß und ragen als granulierte Kugeln in das Lumen der Nierenkanälchen ihrer Wirte hinein. Sie erreichen durchschnittlich einen Durchmesser von 100 μ. In den Oocysten entstehen bis zu 160 Sporen von Kugelform mit 4 Sporozoiten und einem Restkörper.

Der Parasit lebt in der Niere von Helix hortensis, hispida, nemoralis, arbustorum, fruticum, umbrosa, Succinea Pfeifferi und gigantea (Landschnecken). In Helix hortensis und hispida ist er stellenweise sehr häufig.

## Gattung: **Orcheobius** Schuberg und Kunze.

Von Klossia eigentlich nur durch die langgestreckte, Monocystis-ähnliche Form der Gametocyten unterschieden.

**Orcheobius herpobdellae** Schuberg und Kunze.

1907 Ueber Orcheobius herpobdellae Kunze, in: Arch. f. Protistenk. Vol. 9. p. 382.

Bei dieser Form ist keine Differenzierung in männliche und weibliche Agameten nachweisbar. Die agame Fortpflanzung findet innerhalb der „Cytophoren" des Herpobdellahodens statt. Die letzte Generation der Agameten wird in die Lymphocyten des Hodens aufgenommen, wo sie zu den Gametocyten heranwachsen. Infolge der Größe der Gametocyten werden die sie umschließenden Lymphocyten zu einer dünnen Hülle deformiert. Die Mikrogametocyten und vor allem die sehr großen Makrogametocyten erinnern in der Form an eine Monocystis, doch sind sie unbeweglich; sie

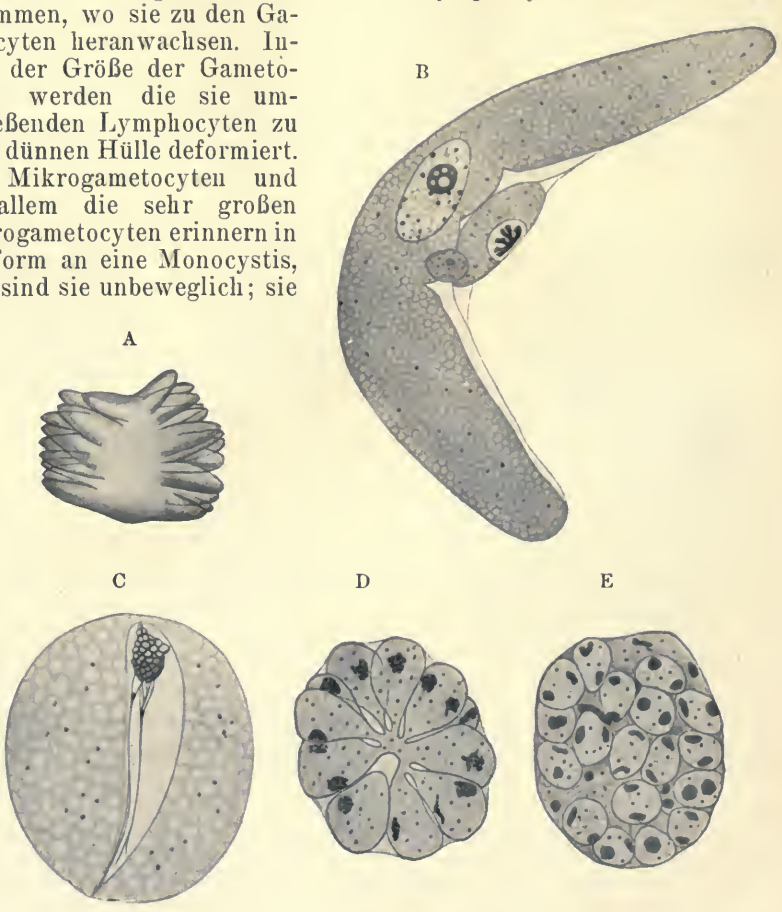



Fig. 861 A—E. Orcheobius herpobdellae (Schbg. u. Kze.). A Agame Vermehrung. B Syzygienbildung zwischen dem großen Makro- und dem kleinen Mikrogametocyten. C Makrogamet, abgerundet, mit Befruchtungsspindel. D Sporoblastenbildung. E Sporen, zweikernig, in der Oocyste. (Nach Kunze.)

besitzen reichlich Zooamylum (Paraglykogen). Die erwachsenen Makrogameten messen 780 μ in der Länge und 30 μ Breite, die Mikrogametocyten 50 μ Länge und 12 μ Breite, woraus hervorgeht, daß auch letztere wie bei Klossia oder im Gegensatz zu Adelea und Legerella ein nicht unerhebliches Wachstum durchmachen.

Es werden 4 Mikrogameten, ähnlich wie bei Adelea, gebildet, dieselben sind zweigeißelig und kurz (vgl. Fig. 217 $D_1$ u. $D_2$, S. 213).

Die Oocyste ist ellipsoid mit zahlreichen (25—30) kugeligen Sporen, welche wie bei Klossia 4 Sporozoiten enthalten.

Die Art wurde im Hoden von Herpobdella atomaria (= Nephelis vulgaris) gefunden. Bei Heidelberg beginnt die agame Fortpflanzung im April, die Sporogonie endigt Anfang bis Mitte August.

### 3. Unterfamilie: **Haemogregarininae.**

Die Hämogregarinen sind Adeleiden, welche in Blutkörperchen von Wirbeltieren schmarotzen. Entsprechend dieser Lebensweise kommt bei ihnen Wirtswechsel vor, der in der Weise abläuft, daß die Schizogonie im Wirbeltier, die Sporogonie in ihrem Hauptteil im wirbellosen Blutsauger vor sich geht.

Die hier zusammengestellten Formen sind Blutkörperchenschmarotzer von Wirbeltieren (Fischen, Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren). Sie scheinen ihr Wachstum meist innerhalb der roten, zum Teil auch der weißen Blutzellen, durchzumachen. Ihnen fehlt das bei den echten Hämosporidien typische Pigment. Ihre Form ist relativ beständig, wohl bedingt durch eine festere pelliculare Bildung; sie ist meist wurm- oder gregarinenähnlich. An Gregarinen erinnern diese Coccidien auch durch die Art ihrer Körperbewegungen, welche ohne Formänderungen erfolgen können.

Im Anschluß an die oben oft angeführten Arbeiten und theoretischen Anschauungen Schaudinns wurde von seinen Schülern, so von Hartmann und Prowazek, die Meinung vertreten, daß die sämtlichen Blutkörperchenschmarotzer der Wirbeltiere von den Trypanosomen direkt abzuleitende Flagellaten seien. Auch für die Hämogregarinen und ihre Verwandten wurde dies angenommen. Die Vermutung Schaudinns, daß Trypanosomen und hämogregarinenähnliche Blutkörperchenschmarotzer Stadien desselben Organismus seien, wurde noch besonders gestützt durch die Tatsache, daß so auffallend oft im selben Wirtstier gleichzeitig Hämogregarinen und Trypanosomen gefunden werden. Doch ist dies gemeinsame Vorkommen offenbar darauf zurückzuführen, daß beide Parasiten einen gemeinsamen Ueberträger haben.

Färbbare Flecken, welche neben dem Kern in Ausstrichpräparaten von Hämogregarinen vielfach beobachtet und dann oft für Blepharoplasten erklärt wurden, haben mit solchen nichts zu tun. Es sind Gebilde, welche überhaupt außerhalb des Körpers liegen und tropfenähnlich sind. Auch auf Präparaten sehen sie ganz anders aus als Blepharoplasten. Jedenfalls sind sie kein Anzeichen einer Verwandtschaft von Hämogregarinen mit Flagellaten.

#### Gattung: **Haemogregarina** Danilewsky.

Auch die Gattung Haemogregarina besteht aus zahlreichen, von den verschiedensten Autoren beschriebenen, aber sehr ungenügend definierten Arten. Von der Mehrzahl kennen wir nur einzelne Stadien, und die genaueren Angaben über einige hierher gerechneten Formen sind vorläufig mit einiger Vorsicht zu betrachten. Die zur Gattung gegenwärtig gerechneten Arten gehören vielleicht zu verschiedenen Gattungen. Die beschriebenen Stadien aus dem Blut der Wirbeltiere sind bohnen- bis hantelförmig, bisweilen kommen auch keulen- und kaulquappenähnliche Formen vor.

Beschrieben sind Hämogregarinen aus Säugetieren, Eidechsen, Schlangen, Schildkröten, Krokodilen und Fischen. Als Ueberträger werden Blutegel, Zecken, Läuse und Flöhe und eventuell Pentastomen verdächtigt. Wenigstens hat Prowazek im Darmtraktus des Pentastomiden Porocephalus moniliformis aus einem javanischen Python

Fig. 862.

Fig. 863.

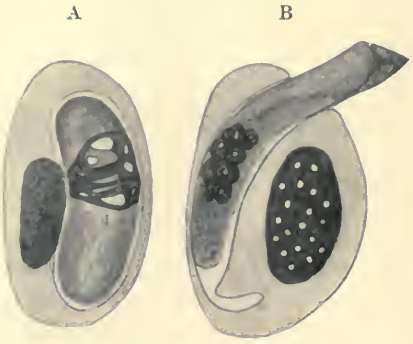



Fig. 862. Haemogregarina Labbéi Börner. Aus dem Blut der Schildkröten Clemmys elegans und Platemys sp. Rotes Blutkörperchen deformiert. Vergr. etwa 2000. (Nach Börner.)

Fig. 863 A u. B. Haemogregarina Thomsoni Minchin. Aus dem Blut der Eidechse Agama tuberculata. A Erwachsenes Individuum im roten Blutkörperchen. B Ein solches, im Begriff das rote Blutkörperchen zu verlassen. Vergr. 1900. (Nach Minchin.)

Ookineten und Cysten gefunden, welche möglicherweise zu Haemogregarina pythonis Bill. gehören. Für die Cysten wird das allerdings von Patton bestritten.

Neuerdings wurde die Entwicklungsgeschichte einer Form, der Haemogregarina Stepanowi, von Reichenow genau unter-

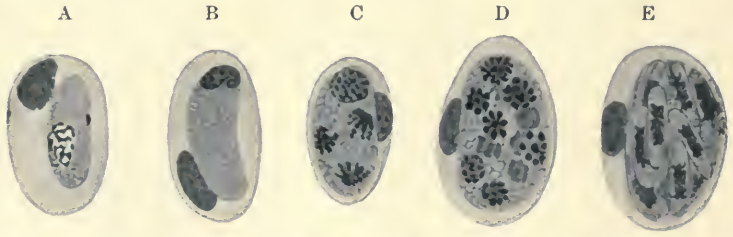



Fig. 864 A—E. Haemogregarina Stepanowi Dan. A Junges, agames Individuum. B Ebensolches erwachsen. C—E Stadien der Schizogonie aus dem Knochenmark der Schildkröte. (Nach Reichenow.)

sucht. Es stellte sich dabei heraus, daß die früher von Siegl gemachten Angaben über den Entwicklungszyklus dieser Art unrichtig waren, und daß die Hämogregarinen, wie ich schon in der 2. Auflage dieses Werkes andeutete, als echte Coccidien aufzufassen sind.

Die Entwicklung dieser Hämogregarine verläuft nach Reichenow folgendermaßen: Im Blut der Sumpfschildkröte, in welches sie durch das Saugen des Blutegels Placobdella geraten sind, dringen die jungen agamen Stadien in die roten Blutkörperchen. Nur im Knochenmark

finden sich die Vermehrungsstadien, welche im Anfang der Infektion bis zu 24 Sprößlinge liefern. In den verschiedenen Stadien von Haemogregarina spielt Volutin (vgl. S. 108) als Reservestoff eine große Rolle. Später werden die Schizonten allmählich kleiner; während sie im Anfang so groß wurden, daß sie sich zu einem zweischenkligen Gebilde umbogen (Fig. 864 B), wachsen sie jetzt heran, ohne dies zweischenklige Stadium durchzumachen. Sie liefern dann

Fig. 865.

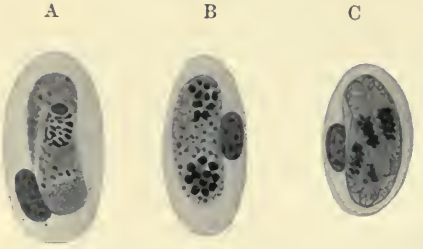



Fig. 866.

Fig. 865 A—C. Haemogregarina Stepanowi D. Stadien aus dem peripheren Blut der Schildkröte; aus späteren Stadien der Infektion. (Nach Reichenow.)

Fig. 866 A u. B. Haemogregarina Stepanowi D. A Makrogametocyt. B Mikrogametocyt. Abbildung nach dem lebenden Objekt. *En* Erythrocytenkern. (Nach Reichenow.)

bei der Teilung, welche nunmehr auch im peripheren Blut und in verschiedenen Organen erfolgen kann, nur eine kleine Zahl (ca. 4) Sprößlinge. Diese sind es nun, welche zu Gameten werden, wobei sich bald eine Differenzierung zwischen den männlichen und weiblichen Individuen erkennen läßt. Eine solche Verschiedenheit zwischen den gewöhnlichen Merozoiten und denjenigen, welche Gameten aus sich hervorgehen lassen, scheint bei den Blutcoccidien allgemein ver-

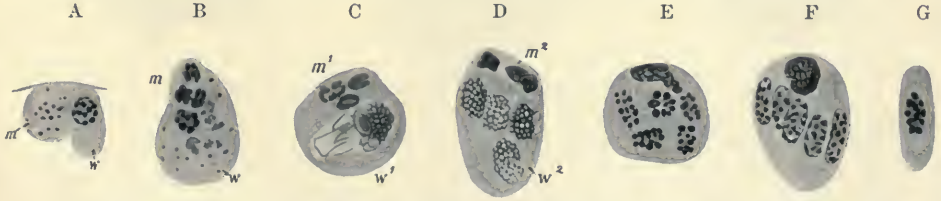



Fig. 867 A—G. Geschlechtliche Fortpflanzung bei Haemogregarina Stepanowi. A Aneinanderlagerung eines Makrogameten (*w*) und eines Mikrogametocyten (*m*) an der Darmwand des Rüsselegels. B und C Befruchtung: einer der 4 Mikrogametenkerne ist in den Makrogameten *w* eingedrungen und bildet mit dessen Kern die Befruchtungsspindel $w^1$. D Oocyste mit 4 ruhenden Kernen $w^2$. E Oocyste mit 8 ruhenden Kernen; bei C und D $m^1$ $m^2$ die zugrunde gehenden männlichen Kerne. F 8 Sporozoiten ausgebildet. G Ein solcher frei. (Nach Reichenow.)

breitet zu sein. Die Makrogameten sind durch Reichtum an Reservestoffen ausgezeichnet (Fig. 866 A); sie haben einen kleinen runden Kern. Die Mikrogametocyten dagegen sind etwas weniger reich an Reservestoffen, haben am Vorderende eine eigentümliche Streifung aufzuweisen (Fig. 866 B), welche durch scheibenweise Schichtung des Protoplasmas bedingt ist, und einen länglichen, fast rechteckigen Kern.

Diese beiden Gametenformen konjugieren im Darm des Blutegels Placobdella catenigera, und zwar nicht im Vorratsmagen, sondern im

resorbierenden Darmabschnitt. Der Vorgang geht ganz nach dem Typus der Adeleiden vor sich. Der Makrogametocyt rundet sich und heftet sich an die Darmwand an; der Mikrogametocyt schmiegt sich an ihn an (Fig. 867 A), verklebt mit ihm, und beide umhüllen sich mit einer gemeinsamen Membran. Aus dem Mikrogametocyten bilden sich 4 Mikrogameten (Fig. 867 B), deren einer den Makrogameten befruchtet (Fig. 867 C). Die Befruchtungsspindel, welche ganz wie bei anderen Coccidien entsteht, geht in ein Synkaryon über, aus welchem nun durch Teilung 8 Kerne entstehen, welche zur Bildung von 8 Sporozoiten führen, die einen Restkörper umgeben (Fig. 867 D—F). Diese Sporozoiten sind nicht in eine feste Sporenhülle eingeschlossen, vielmehr nur von einer ganz harten Oocystenmembran umhüllt. Sind sie fertig ausgebildet, so lösen sie sich vom Restkörper los und dringen durch die Darmwand in die den Darm umhüllenden Bluträume des Egels. Von hier verbreiten sie sich weiter in das Rückengefäß, in dem sie

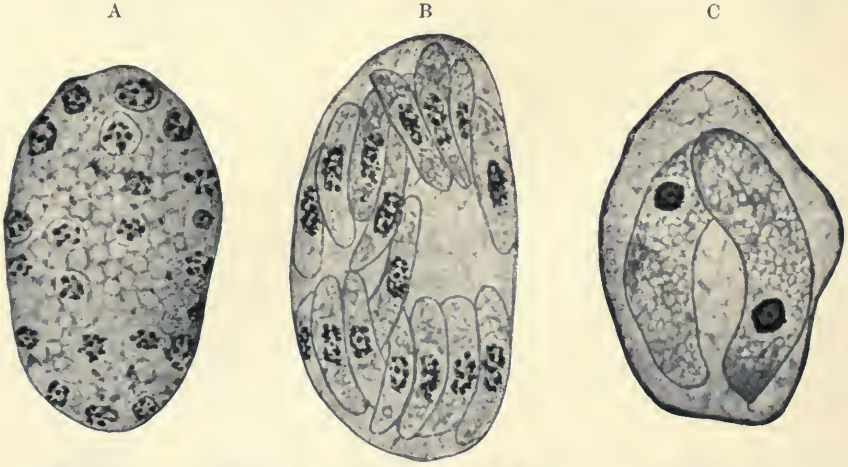



Fig. 868 A—C. Haemogregarina Lutzi H. u. Ch. A und B Schizogonie aus der Lunge einer Schlange. C Eventuelle Oocyste aus der Leber der gleichen Art. (Nach Hartmann und Chagas.)

sich zum Teil mit dem einen Ende an der Wandung festhaften. Sie werden aber bei den Pulsationen des Rückengefäßes in diesem hin und her bewegt und besonders beim Saugakt durch die Erweiterung des sich füllenden Magens nach vorn in die Rüsselgegend gedrängt. Dort gelangen sie durch eine Ruptur, wie Reichenow annimmt, gegen Ende des Saugakts in den Rüssel und von da in das Blut der Schildkröte.

Ehe wir nicht von einer größeren Anzahl von Formen die Lebensgeschichte kennen, wird es nicht möglich sein, in die verwirrende Menge von Arten, die beschrieben sind, Ordnung zu bringen.

Hartmann und Chagas haben in einer allerdings bisher noch lückenhaft gebliebenen Untersuchung gezeigt, daß bei Schlangenhämogregarinen (H. Lutzi H. u. Ch., H. serpentinum Lutz) sich ebenfalls im Anfang der Infektion besonders große Stadien (Fig. 868) entwickeln, welche, nachdem sie aus den zerstörten Erythrocyten herausgefallen sind, sich in den Leber- und Lungenkapillaren auf

das Vielfache ihres Umfangs (bis 50 μ Durchmesser) vergrößern und in 32 bis 64 Merozoiten zerfallen. Später treten kleinere Formen auf, von denen eventuell wiederum die Gameten abgeleitet werden können. Letztere sind nicht mit Sicherheit beobachtet worden, doch werden sie mit gewissen Stadien aus der Leber in Beziehung gesetzt, welche nur 2 Keimlinge enthalten und eventuell die Oocysten mit ihren Sporozoiten darstellen (Fig. 868 C). Falls sich die Deutungen bestätigen, würde hier eine Entwicklung ohne Wirtswechsel vorliegen.

Für alle genauer untersuchten Formen ist es charakteristisch, daß die agame Vermehrung nur ausnahmsweise im peripheren Blut, regelmäßig jedoch in inneren, vor allem blutbereitenden Organen erfolgt, so in Milz, Knochenmark, doch auch Niere, Lunge, Leber.

Von Arten seien erwähnt:

**Haemogregarina Stepanowi** Dan.

Ferner sei hier nur hingewiesen auf die große Menge von Hämogregarinenarten, welche vor allem aus Reptilien und Fischen beschrieben wurden (vgl. vor allem die im Literaturverzeichnis angeführten Schriften von Sambon, Neumann etc.).

**Haemogregarina nicoriae** Castellani u. Willey.

1910 Robertson, M., Studies on Ceylon Haematozoa. II. Notes on the life-cycle of Haemogregarina nicoriae. Quart. Journ. micr. Sci. Vol. 55. p. 741.

Ganz entsprechend wie bei H. Stepanowi läuft auch bei dieser Form, welche in der indischen Schildkröte Nicoria trijuga schmarotzt, die Entwicklung ab. Der Ueberträger, in dem der geschlechtliche Teil des Zeugungskreises vor sich geht, ist der Egel Oxybranchus Shipleyi. Bei der Schizogonie in der Lunge der Schildkröte werden ungefähr 70 Merozoiten gebildet. Die Sporogonie erfolgt nicht frei im Darm des Egels, sondern in dessen Darmepithelzellen.

Gattung: **Karyolysus** Labbé.

Die Gattung Karyolysus hat ihren Namen von dem ausgiebigen Einfluß, den ihr Parasitismus auf die kernhaltigen roten Blutkörperchen der befallenen Reptilien (Eidechsen und Schlangen) zeigt. Die frisch infizierten Blutkörperchen erfahren nämlich an Zellleib und Kern zunächst eine Vergrößerung. Dann aber zerfällt der Kern, und es tritt eine so vollkommene Zerstörung des Zellleibes ein, daß nur kümmerliche Reste desselben wie eine Cystenhülle die agamen Vermehrungsstadien des Parasiten umgeben. Die bestbekannte Form unter den zahlreichen beschriebenen ist Karyolysus lacertarum (Danil.), welche in einigen Lacertaarten vorkommt. Es sind relativ große Organismen (11—14 μ im erwachsenen Zustand). Bei der agamen Vermehrung, welche nach Labbé hauptsächlich in der Milz der Eidechsen vor sich geht, zeigt sich ein interessanter Dimorphismus der Individuen, von denen die einen große Sprößlinge (von 7—8 μ Länge) bilden, die anderen kleine (von 4—5 μ Länge). Die großen Sprößlinge können zu 4—5 entstehen, die sie einschließenden Hüllen messen dann 14—15 μ im Durchmesser, oder es bilden sich 20—25 Keime in Hüllen von 25—27 μ Durchmesser. Die kleinen Sprößlinge entstehen stets in großer Zahl in Hüllen von 15—30 μ Längsdurchmesser.

Auch für Karyolysus hat Reichenow die Erklärung der beobachteten Stadien gefunden und die Grundzüge der Entwicklungsgeschichte festgelegt. Er fand, daß die Schizogoniestadien, aus denen große Merozoiten hervorgehen, der ungeschlechtlichen Fortpflanzung dienen, die mit kleinen Merozoiten dagegen die Gametocyten aus sich

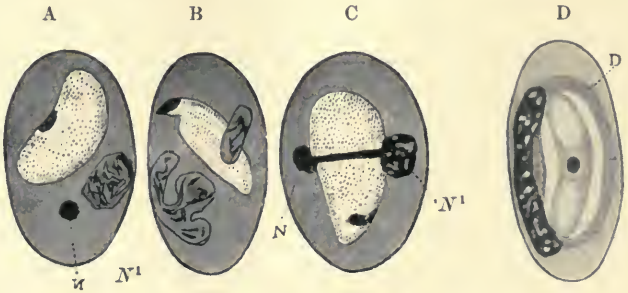



Fig. 869 A—D. Infektion der roten Blutkörperchen einer Eidechse durch Karyolysus lacertarum Dan. A—C In den hypertrophischen Wirtszellen ist der Kern gespalten; die Kernteile *N* und *N*¹ atrophieren zum Teil. D Kern des Blutkörperchens verlängert und an die Wand gedrückt; bei *D* granulöse Degeneration des Stromas. (Nach Labbé.)

hervorgehen lassen. In den ungeschlechtlichen Merozoiten ist im Gegensatz zu den jungen Gametocyten von Anfang an im Kern ein deutlicher Binnenkörper nachweisbar. Die ungeschlechtliche Entwicklung in der Eidechse stimmt im wesentlichen mit derjenigen von Haemogregarina überein.

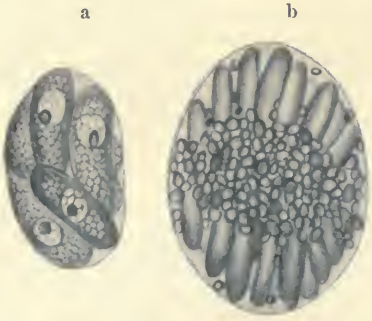



Fig. 870 a u. b. Karyolysus lacertarum Dan. a Ungeschlechtliche Vermehrung. b Gametocytenbildung. Beides aus der Eidechse. Nach dem Leben. Vergr. 1000. (Nach Reichenow.)

Die geschlechtliche Entwicklung erfolgt in einer Milbe (Liponyssus saurarum Oudms.), die zu den Gamasiden und zwar in die Familie der Dermanyssidae gehört. Der Verlauf ist sehr eigenartig.

Die Milben kriechen als sechsbeinige Larven aus dem Ei; erst nachdem sie durch Häutung zu achtbeinigen Nymphen geworden sind, beginnen sie Blut zu saugen. Aber bei den ersten Saugakten werden die mit dem Blut der Eidechse aufgenommenen Karyolysus alle aufgelöst. Erst nachdem die Nymphen zu geschlechtsreifen Weibchen geworden und diese befruchtet sind, werden sie infizierbar.

Dann legen sich im Nahrungssaft des Darmes die Mikro- und Makrogametocyten der Länge nach aneinander. So entsteht eine Syzygie aus gleich aussehenden Partnern, welche etwa vom zweiten bis vierten Tage nach dem Blutsaugen im Darm sich frei bewegt, um dann in eine Darmepithelzelle einzudringen. Hier werden beide bald deutlich differenziert. Sie kugeln sich in einer gemeinsamen Hülle ab (Fig. 871 b u. d) und, während der Makrogametocyt stark heranwächst, teilt sich der Kern des Mikrogametocyten in zwei

Tochterkerne. Es entstehen hier nur zwei Mikrogameten, von denen einer den Makrogameten befruchtet.

Die Zygote wird zu einem beweglichen Ookineten (Fig. 871 d), wie er sonst nur bei den Hämosporidien vorkommt (vgl. S. 883).

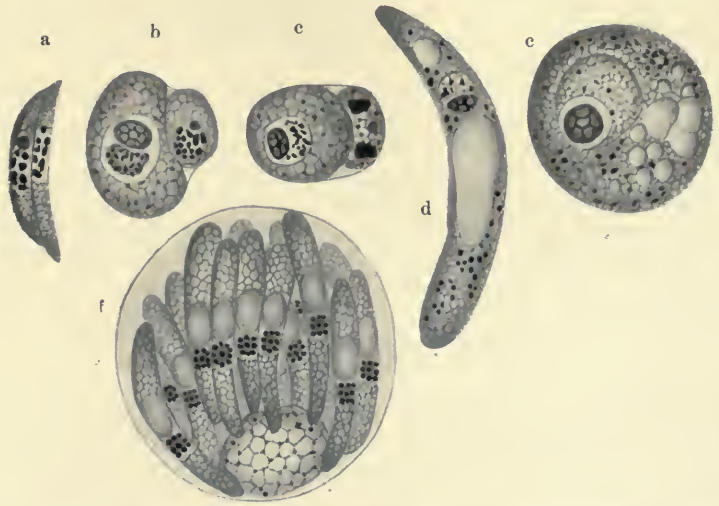



Fig. 871 a—f. Karyolysus lacertarum Dan. Geschlechtliche Entwicklung in der Milbe. a Aneinanderlagerung der Gametocyten. b und c Wachstum des Makrogameten und Teilung in Mikrogameten. d Ookinet. e Oocyste. f Reife Cyste mit Sporozoiten. Vergr. 1000. (Nach Reichenow.)

Dieser dringt durch die Leibeshöhle der Milbe zum Eierstock und in die Eier.

In den frisch abgelegten Milbeneiern liegen diese Ookineten, stark herangewachsen und mit Reservestoffen und Volutin erfüllt. Während

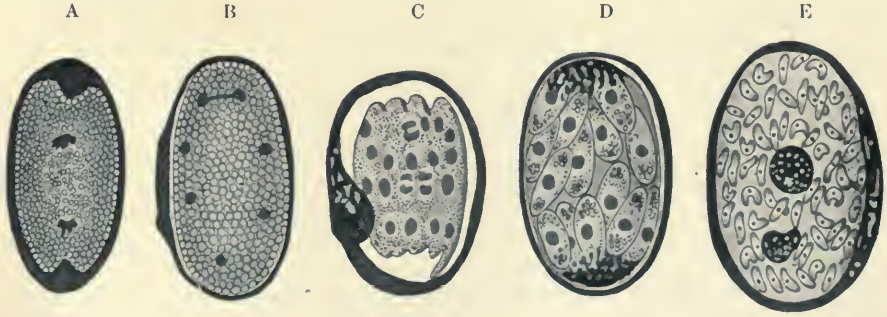



Fig. 872 A—E. Keimbildung bei Karyolysus. A Teilung des Kerns. B Zahlreiche oberflächliche Tochterkerne. C Beginn der Keimbildung um die Kerne. D Blutkörperchen mit großen Schizonten und 2 Restkörpern an den Polen. E Blutkörperchen mit kleinen Schizonten und 2 Restkörpern. (Nach Labbé.)

der Entwicklung des Embryos werden sie zu abgekugelten Oocysten; bei der nach wenig Tagen ausschlüpfenden Milbenlarve liegen die Oocysten oft schon in der Sporogonie begriffen in der Leibeshöhle.

In der Oocyste entstehen 20—30 Sporozoiten; sie selbst ist in reifem Zustand kugelrund und mißt im Durchmesser 20—30 μ. (Fig. 871 e u. f).

Die Infektion der Eidechsen erfolgt durch Fressen von derart infizierten Milben. Nur im Eidechsendarm öffnen sich die Oocysten, die frei werdenden Sporozoiten bohren sich durch die Darmwand, gelangen in Blutgefäße und mit dem Blutstrom in die Kapillaren von Leber, Lunge und Milz der Eidechse, wo die ungeschlechtliche Entwicklung wieder beginnt.

Die Entwicklung von Karyolysus ist besonders interessant: 1) weil sie uns das Verständnis für die Lebensgeschichte der Säugetierhämogregarinen (s. unten) eröffnet, und 2) durch das Vorkommen eines Ookineten, welches uns darüber aufklärt, daß dies Stadium eine entsprechende Anpassung an die besonderen Lebensverhältnisse darstellt, wie sie auch bei den Hämosporidien sich ausgebildet hat.

Von besonderem Interesse sind ferner einige Formen aus Säugetieren, welche wir hier kurz anführen:

### Gattung: **Hepatozoon** Miller.

1908 Miller, s. u.
1909 Porter, A., The Leucocytozoa. In: Science Progress. No. 14. p. 248.

Diese Gattung schmarotzt in einer ganzen Reihe von Arten in Säugetieren. Sie kommt im peripheren Blut dieser Tiere in Leukocyten und Erythrocyten vor. Die Schizogonie geht in inneren Organen (Milz, Leber, Niere, Knochenmark), und zwar in deren Organzellen oder dort in Leukocyten vor sich. Die geschlechtliche Entwicklung erfolgt in Milben (Zecken und Gamasiden), in denen große Oocysten mit sehr zahlreichen Sporen entstehen; jede Spore enthält zahlreiche Sporozoiten. Auch hier erfolgt die Befruchtung nach dem Adeleidentypus. Da viele Formen in Leukocyten vorkommen, wurde die Gattung eine Zeitlang in der Literatur Leucocytogregarina benannt.

#### **Hepatozoon perniciosum** (Miller).

1908 Miller, W. W., Hepatozoon perniciosum, a Haemogregarine pathogenic for white rats etc. Treasury Depart. Public Health and Marine Hospital Service U. S., Hygienic Lab. Bull. No. 46. Washington.

Wie mehrere der anderen in Säugetieren gefundenen verwandten Formen, so findet sich auch dieser Parasit der weißen Ratten im peripheren Blut in den Leukocyten, und zwar in Form von großen ovalen einkernigen Gebilden. Der Parasit kommt auch in „Würmchen"-Form frei im Blut vor und kriecht dann umher, wobei das vorwärts gerichtete Ende zugespitzt, das Hinterende abgerundet ist; die Länge der Parasiten beträgt 15—16 μ. Im Leukocyten sind sie von einer cystenartigen Hülle umgeben.

Diese Formen stammen nach Miller von Stadien ab, die in der Leber der Ratten sitzen und dort die Schizogonie durchmachen; die im Blut nachgewiesenen Stadien sind alle gleich groß und von gleichem Entwicklungsstadium; diese findet man auch in Milz, Niere und Hirn. Aber nur in der Leber wurden die Vermehrungs- und Wachstumsstadien nachgewiesen. Hier finden sie sich zunächst als kleine, einkernige, kugelige Körper, welche bis zu ovalen Gebilden von 25:30 oder selbst 28:35 μ. Größe heranwachsen. Der Kern vermehrt sich in diesen von einer dünnen Cystenhülle umgebenen Agameten bis zu

12—20 (durchschnittlich 16) Tochterkernen, welche vor der agamen Vermehrung in zwei Gruppen an beiden Polen gruppiert sind. Durch die agame Vermehrung (die Schizogonie) entstehen 12—20 würmchenähnliche Individuen, welche entweder neue Leberzellen infizieren oder ins Blut geraten und dort in den mononukleären Leukocyten sich mit einer Hülle umgeben und die Gametocyten sind.

Die Ratten erkranken schwer und sterben vielfach an der Infektion.

Nach Miller wird die Infektion durch eine Acaride aus der Familie der Gamasiden, Lelaps echidninus Berlese, übertragen; die Weibchen dieser Milbe sind echte Blutsauger, aber die kleinen Tiere haben einen weniger ausdehnbaren Körper als die Zecken. Sie saugen daher immer wieder kleine Portionen Blut auf demselben oder auf verschiedenen Tieren; sie verlassen den Wirt bei Tag und saugen nur nachts.

Milben, welche an infizierten Ratten gesaugt haben, enthalten in ihrem Körper alle möglichen Stadien des Parasiten. Nach dem Saugen werden zunächst die Stadien von Hepatozoon in Form von Würmchen frei, indem die Leukocyten aufgelöst werden. Sie erweisen sich nach Miller als Gameten, indem je zwei von ihnen kopulieren. Der Gestalt nach sind sie als Isogameten zu bezeichnen, doch verhalten sie sich bei der Kopulation insofern etwas verschieden, als der eine den anderen in eigenartiger Weise umfaßt und umfließt, ehe die Verschmelzung und darauf die Karyogamie erfolgt. Meine schon in der vorigen (3.) Auflage ausgesprochene Vermutung, daß es sich um eine falsche Deutung einer nach dem Adeleidentypus verlaufenden Befruchtung handelt, halte ich nach den neuen Befunden bei Haemogregarina und Karyolysus aufrecht. Ihr hat sich auch Reichenow angeschlossen. Danach handelt es sich um eine Syzygienbildung, danach Entwicklung von Mikrogameten aus dem Mikrogametocyten und Befruchtung des Makrogameten. Zahl der Mikrogameten und Einzelheiten des Baues und der Vorgänge sind noch unbekannt.

Die Zygote wird auch hier zu einem Ookineten, der beweglich durch die Darmwand der Milbe in deren Leibeshöhle eindringt. Hier entsteht eine Oocyste, die sich abrundet, stark wächst und vielkernig wird. 4—5 Tage nach der Infektion der Milbe findet man in ihr die Ookineten zu Cysten von 60—75 μ Durchmesser herangewachsen; diese Oocysten erreichen schließlich nach 6—7 Tagen einen Durchmesser von 200—250 μ. Wenn sie noch etwas kleiner sind, beginnt die Kernvermehrung, welche zur Bildung von 50—100 oder mehr kugeligen, einkernigen Gebilden von 25—30 μ Durchmesser führt, welche Miller als Sporoblasten bezeichnet; denn sie werden vielkernig, umgeben sich mit einer Cystenhülle, und es entstehen in ihnen 10—24, meist 16 Sporozoiten. Solche reifen Oocysten finden sich 10—12 Tage nach der Infektion der Milben in deren sämtlichen Organen, auch in den Speicheldrüsen.

Die Infektion wird von den Milben wiederum auf Ratten übertragen, und zwar zeigte sich bei den Experimenten, daß die Infektion prompt erfolgt, wenn reife Oocysten (meist mit den sie enthaltenden Milben) von den Ratten verschluckt werden. Die Sporen öffnen sich leicht im Duodenalsaft der Ratten, und in ihm werden die Sporozoiten lebhaft beweglich. Sie durchbohren die Darmwand und dringen in die Blutbahn und durch diese gelangen sie in die Leberzellen.

Die Art wurde in Washington in weißen Ratten gefunden, bei denen sie eine tödliche Epidemie erzeugte.

---

Ebenfalls in Ratten, und zwar in wilden Exemplaren der Wanderratte, fand Balfour 1905 in Khartum eine Leukocytogregarine (L. muris B.). Eine eventuell identische Form wurde von Cleland in Westaustralien ebenfalls bei Ratten nachgewiesen. Beide sind vielleicht identisch mit L. ratti Adie (1906 Adie, Note on a Leucocytozoon found in Mus rattus in the Punjab; in: Journ. trop. Med. Vol. 9. p. 325). Und alle diese Formen sind wohl nicht zu trennen von L. perniciosa, welche nur durch eine größere Virulenz ausgezeichnet zu sein scheint. Erweist sich die vermutete Uebereinstimmung aller dieser Formen als richtig, so würde die Art den zuerst von Balfour gegebenen Namen Hepatozoon muris (Balf.) zu führen haben.

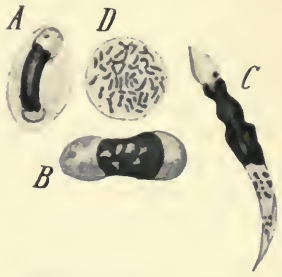



Fig. 873 A—D. Hepatozoon muris (Balf.). A Hämogregarine im roten Blutkörperchen. B u. C Freie Stadien im peripheren Blut. D Unerklärte Bildungen in den roten Blutkörperchen. (Nach Balfour.)

Mehr oder weniger nahe verwandt sind wohl die zahlreichen Hepatozoonarten, welche in anderen Nagetieren gefunden wurden, so H. criceti Nöller im Hamster, H. jaculi (Balf.) in der Springmaus Jaculus jaculus L., H. gerbilli Christ. aus Gerbillus indicus und zahl-

Fig. 874. Fig. 875.

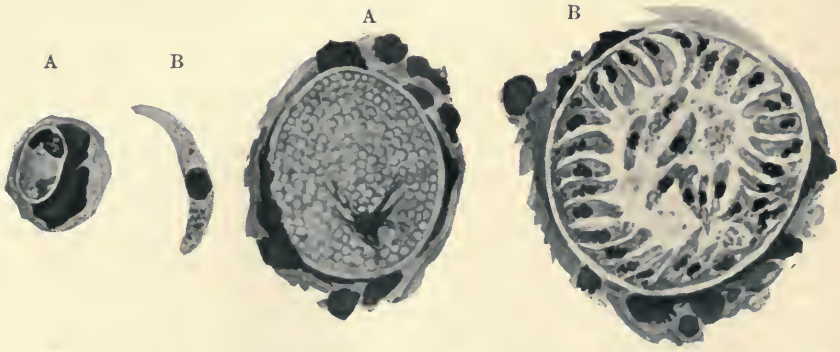



Fig. 874 A u. B. Hepatozoon canis (James). A Parasit in einem Leukocyten des Hundes. B Freies „Würmchenstadium" im Blut des Hundes. (Nach Christophers.)

Fig. 875 A u. B. Hepatozoon canis (James). Schizogonie im Knochenmark des Hundes. A Fast reife Cyste. B Eine reife Cyste, deren Inhalt in die agamen Sprößlinge zerfällt. (Nach Christophers.)

reiche andere. Auch in Insektenfressern und Beuteltieren wurden ähnliche Formen gefunden. Erst genauere Erforschung des Entwicklungsganges wird zeigen, ob alle diese Formen hierher gehören oder näher mit Haemogregarina verwandt sind, mit der sie darin übereinstimmen, daß sie zum Teil in roten Blutkörperchen parasitieren.

## 2. Hepatozoon canis (James).

1905 James, On a parasite found in the white corpuscles of the blood of dogs. In: Sci. Mem. Off. Med. San. Depart. Governm. India. N. S. No. 14.
1911 Wenyon, C. M., Oriental sore in Bagdad, together with observations on a gregarine in Stegomyia fasciata. the hemogregarine of dogs and flagellates of house flies. Parasitology. Vol. 4.

Diese in Indien in den weißen Blutkörperchen von Haushunden gefundene Form ähnelt in vielen Eigenschaften der vorigen. Agame Vermehrung wurde im Knochenmark nachgewiesen; die Gamogonie und metagame Vermehrung geht nach Christophers in der Hundezecke Rhipicephalus sanguineus vor sich. Auch hier erfolgt die Befruchtung in der Zecke nach dem Adeleidentypus, was aus den Abbildungen Wenyons erschlossen werden kann, ist aber in den Einzel-

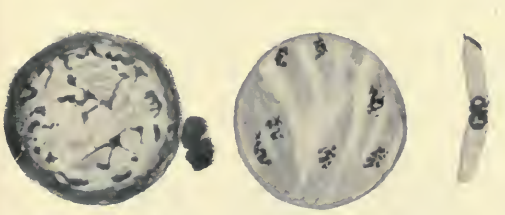



Fig. 876 A—C. Hepatozoon canis (James). Geschlechtliche Fortpflanzung. A Aus der Kopulation hervorgegangene reife Oocyste. B Deren Zerfall in Sporozoite. C Ein ausgeschlüpfter Sporozoit. Vergr. 1700. (Nach Christophers.)

Fig. 877 a—c. Hepatozoon canis (James). a Aneinanderlagerung der Gametocyten. b Syzygie nach der Befruchtung. Rechts Makrogametocyt mit großem Synkaryon, links Restkörper des Mikrogametocyten mit zwei Mikrogameten. c Reife Oocyste. Vergr. ca. 1000. (a und b nach Christophers, c nach Wenyon.)

heiten noch nicht erforscht. Die Entwicklung geht hier schon in den Nymphen der Zecke vor sich, so daß die Hunde sich wohl auch durch Verschlucken der erwachsenen Zecken anstecken. Auch hier ist die Oocyste sehr groß, bis 100 μ, bildet 30—50 Sporen mit je etwa 16 Sporozoiten. Uebertragung auf die Eier der Zecke wurde bei H. canis nicht nachgewiesen. Im Hund lebt das Hepatozoon im peripheren Blut in mononukleären Leukocyten. Die Schizogonie findet in Milz und Knochenmark statt, und zwar zeigt sich ein ähnlicher Dimorphismus, wie bei Haemogregarina und Karyolysus, indem die agamen Schizonten sich in nur wenig (meist 3) große Merozoiten teilen, während aus den zahlreichen kleinen Merozoiten anderer Schizonten die Gametocyten werden.

Außer bei ostindischen und westasiatischen Hunden wurden ähnliche Formen bei ostafrikanischen und indischen Schakalen und bei indischen Hauskatzen festgestellt.

## Gattung: **Lankesterella** Labbé.

### **Lankesterella minima** (Chaussat).

1871 Lankester, in: Quarterly Journ. Micr. Sci. N. Ser. Vol. 11. p. 387.
1882 Drepanidium ranarum Lankester, ibid. Vol. 22. p. 53.
1890 Haemogregarina ranarum Kruse (p. pte.), in: Arch. f. path. Anat. Vol. 120. p. 541.
1892 Laverania ranarum Grassi und Feletti, in: Atti Accad. Catania. Ser. 4. Vol. 5. p. 15.
1894 Dactylosoma splendens Labbé, in: Arch. Zool. expér. Sér. 3. Vol. 3. p. 100.
1894 Drepanidium princeps Labbé, ibid. Vol. 2. p. 76.
1899 Lankesterella ranarum Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. p. 74. (Daselbst auch Literatur. Sporozoa.)
1901 Lankesterella minima (Chaussat) R. Hintze, Lebensweise und Entwicklung von L. m. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. 15. p. 693.
1902 Durham, Drepanidium in the Toad. In: Liverpool School of trop. Med. Mem. 7. p. 78.
1907 Dutton, Toad and Tobey, Concerning certain parasitic protozoa observed in Africa. In: Ann. tropic. Medic. Vol. 1. p. 287.

Die Lankesterellen sind Formen, welche meist in Gestalt kleiner „Würmchen“ gefunden werden, die neben den Kernen der Erythro-

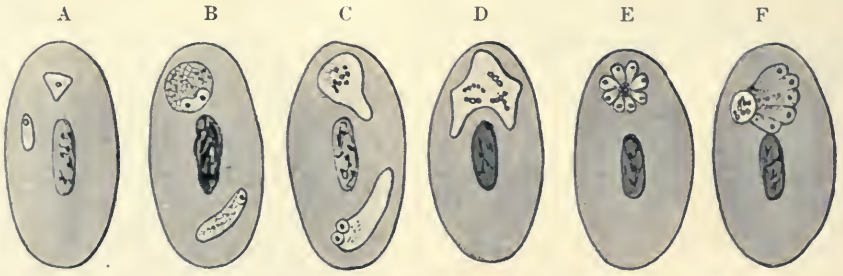



Fig. 878 A—F. Lankesterella ranarum. A—D Verschiedene Wachstumsformen. E und F Zwei versehiedene Teilungstypen. (Nach Labbé aus Wasielewski.)

cyten in den letzteren liegen. Und zwar haben diese Würmchenform sowohl die jungen Agameten, als auch die Gameten. Erstere runden sich später ab, und die agame Vermehrung geht nach verschiedenen Typen vor sich, indem die jungen Sprößlinge um einen Restkörper bald rosetten-, bald fächerförmig angeordnet sind.

Formveränderlichkeit und Rosettenbildung sind wohl darauf zurückzuführen, daß Lankesterella im Gegensatz zu anderen Hämogregarinen membranlos ist.

Eine von Nöller neuerlich gefundene Teilungsform, die in den inneren Organen häufiger, selten im Blut vorkommt, ist wohl mit Reichenow als die Schizogonie der Agameten anzusprechen. Diese Schizonten sind groß und zerfallen in etwa 32 große Merozoiten (Fig. 880). Vielleicht entsprechen sie den früher beschriebenen fächerförmigen Teilungsstadien. Die Rosetten wären die Teilungsstadien der zu Gametocyten werdenden Schizonten.

Ueber die geschlechtliche Fortpflanzung können wir bei dem augenblicklichen Stand unserer Kenntnisse keine bestimmten Angaben machen. Zwei verschiedene Darstellungen, beide in ihrer Entstehung durch Theorien bedingt, sind in den letzten Jahren aufgetaucht, um beide schnell wieder unhaltbar zu werden.

Hintze nahm im Anschluß an frühere Meinungen Schaudinns an, daß die Befruchtung in der Blutbahn des Frosches erfolge, worauf der Ookinet in die Darmwand des Frosches einwandere, um als beschalte Oocyste in den Darm zu geraten und mit dessen Inhalt in die Außenwelt entleert zu werden. Diese Annahme wurde später von Schaudinn selbst aufgegeben, indem er vermutete, wie das

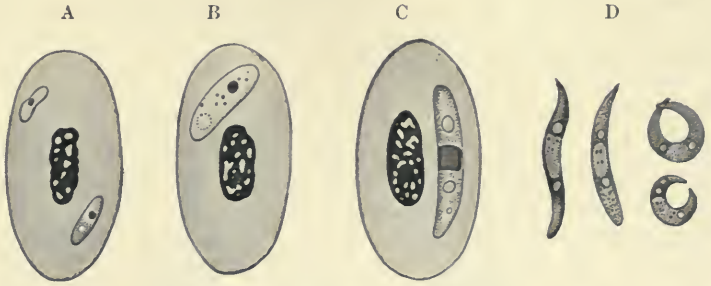



Fig. 879 A—D. Lankesterella ranarum. A—C Verschiedene Stadien der „Würmchen" in den roten Blutkörperchen des Froseches. D Aus den letzteren ausgetretene „Würmchen". (Nach Labbé aus Wasielewski.)

auch durch Lühe geschehen war, daß Verwechslung mit Coccidien vorgekommen sei. Doch ist das nicht ganz berechtigt, wenn auch die Angaben über Befruchtung im peripheren Blut usw. sicher auf Irrtümern beruhen.

Fig. 880.

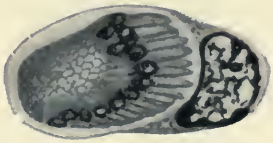


Fig. 880. Lankesterella minima (Ch.). Ungeschlechtliche Vermehrung. Vergr. 800. (Nach Nöller.)

Fig. 881.

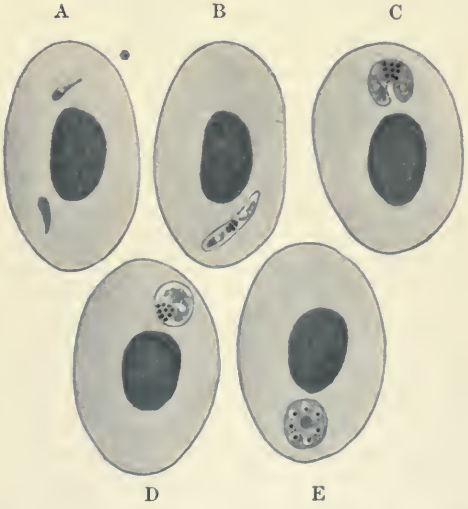



Fig. 881 A—E. Lankesterella ranarum (Lank.). A und B Junge Stadien in den Erythrocyten des Froseches. C und D Abkugelung. E Agame Vermehrung. (Nach Hintze.)

Billet hatte unter dem Einfluß der Theorie von dem engen Zusammenhang der Trypanosomen mit Hämosporidien das Trypanosoma inopinatum aus dem Frosch für ein Stadium der Lankesterella erklärt, was sich auch nicht bestätigt hat. Auch gibt neuerdings Hartmann an, daß neben dem Kern bei Lankesterella ranarum ein Blepharoplast liege.

Dagegen hat Durham wahrscheinlich gemacht, daß die von ihm in Südamerika in einer Kröte entdeckten Drepanidien in ähnlicher Weise wie die genauer studierten Hämogregarinen durch Wirtswechsel in einer Zecke (Ixodes sp.) den geschlechtlichen Teil ihres Zeugungskreises durchmachen. Genaueres ist aber bisher nicht bekannt geworden.

Die Art kommt im Blut von Rana esculenta L. vor, wo sich auch eine zweite Art, L. monilis (Labbé), findet. Eine ganze Reihe anderer Formen sind in Anuren und Urodelen in den verschiedensten Gegenden der Erde gefunden worden. Wir nennen L. tritonis Fantham aus Molge (Triton) cristata.

### 4. Unterfamilie: **Dobellinae** Ikeda.

Als Vertreter einer letzten Unterfamilie wäre hier schließlich eine Form anzuführen, welche in der Bildung einer Syzygie sich den übrigen Adeleiden anschließt, aber sich dadurch unterscheidet, daß der Mikrogametocyt zahlreiche Mikrogameten aus sich hervorgehen läßt.

### Gattung: **Dobellia** Ikeda.

**Dobellia binucleata** Ikeda.

1914 Ikeda, in: Arch. f. Protistenk. Vol. 33. p. 205.

Diese Art ist ein Parasit des Darms des Sipunculiden Petalostoma minutum Kef.

Die Untersuchung Ikedas über diese Form enthält zahlreiche auffällige Angaben. Diese beruhen vielfach auf Schlüssen aus Beobachtungen am konservierten Material, nicht auf direkter Feststellung der Vorgänge. Dazu kommt die außerordentliche Kleinheit des Objekts, welche leicht Irrtümer verursachen kann. Daher müssen die nachfolgenden Angaben mit besonderer Kritik betrachtet werden.

Wenn nicht auch hier eine irrtümliche Kombination verschiedener Arten vorgekommen ist, so liegt eine besonders deutliche sexuelle Differenz der Agameten vor. Nach Ikeda unterscheiden sich die Sporozoiten von vornherein voneinander, indem die einen in die Darmepithelzellen des Wurms eindringen, hier eine „Makroschizogonie“ besonderer Art durchmachen (Fig. 882 a u. b), die schließlich zur Bildung von Makrogametocyten führt; die anderen dagegen bohren sich nur eine Grube in die Oberfläche der Epithelzellen und machen hier die „Mikroschizogonie“ durch, ehe aus ihnen die Mikrogametocyten entstehen (Fig. 882 c).

Die Sporozoiten, welche zur Makroschizogonie schreiten, dringen nach Ikeda in die Kerne der Epithelzellen des Darmes ihres Wirts. Dort wachsen sie heran, geraten dann ins Protoplasma. Sie sollen zweikernig sein, indem durch Austritt eines Karyosoms aus dem Prinzipalkern sich ein akzessorischer Kern bildet. Die Untersuchungsergebnisse sind nicht genügend, um diese Auffassung zu stützen. Die herangewachsenen, abgekugelten, immer noch sehr kleinen Individuen (6,5 μ Durchmesser) teilen sich in 8 keulenförmige Gebilde um einen Restkörper, der den „akzessorischen Kern“ enthält. Nachträglich teilt sich jeder der Teile in zwei spindelförmige Merozoiten, so daß im ganzen deren 16 entstehen, die in zwei Ringen umeinander angeordnet sind. Diese nachträgliche Teilung wird mit der Agametenteilung von Caryotropha (S. 852) verglichen.

Nach der Teilung sollen sich die Merozoiten in der Wirtszelle abrunden, wachsen und erst später auswandern, wenn sie die Schizogonie fortsetzen. Die Art der Wanderbewegung wurde nicht festgestellt. Im anderen Fall bleiben sie an Ort und Stelle und werden da zu Makrogametocyten.

Sehr verdächtig in dem Sinne, daß Verwechslung mit Stadien einer anderen Art vorliegen könnte, ist die Feststellung Ikedas, daß die Mikroschizonten sehr selten sind und nur bei einzelnen der Würmer in großen Mengen vorkommen. Sie liegen außen an den Epithelzellen des Darms, oder sind in deren Oberfläche eingewühlt (Fig. 882 c). Sie runden sich ab und erreichen nur 4 mm Durchmesser. Herangewachsen, teilen sie sich auch wohl in zwei Teilungsschritten in 16 Merozoiten, die ebenso lang, aber um die Hälfte

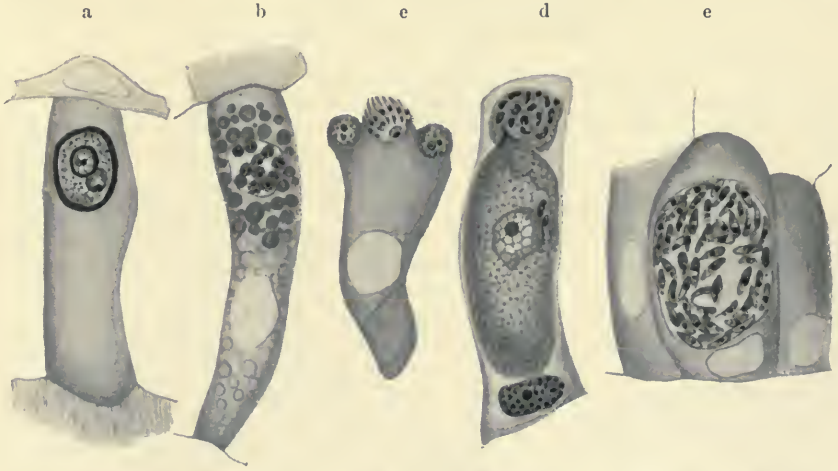



Fig. 882 a—e. Dobellia binucleata Ik. a „Makroschizont" im Kern der Wirtszelle. b Gruppe von Makromerozoiten in einer Zelle. c Mikroschizonten und ihre Schizogonie. d Gametocyten in Syzygie; oben Mikrogametocyt mit vielen Mikrogameten; unten Makrogamet mit eingedrungenem Mikrogamet. e Oocyste mit ausgebildeten Sporozoiten. Vergr. ca. 1000. (Nach Ikeda.)

schmäler sind als die Makromerozoiten. Es bleibt ein Restkörper zurück, der auch einen „akzessorischen" Kern behalten soll.

Auch hier soll sich die Mikroschizogonie fortsetzen, bis Individuen entstehen, aus denen Mikrogametocyten werden. Diese wachsen heran, nachdem sie in Zellen eingedrungen sind, und werden da vielkernig. In vielkernigem Zustand sollen sie aus den Zellen auswandern und die in anderen Zellen befindlichen Makrogametocyten aufsuchen, mit denen sie sich zu einer Syzygie vereinigen (Fig. 882 d).

Man findet nicht selten in einer Epithelzelle alle 16 Makrogametocyten, welche aus einer Teilung hervorgegangen sind, auch noch in befruchtungsfähigem Zustand. Sie haben sich also an Ort und Stelle fertig entwickelt. Sie erreichen Größenverhältnisse von 30 : 13 μ.

Ein Mikrogamet, nach Angabe Ikedas unbegeißelt, dringt in den Makrogamet und befruchtet ihn. Die anfangs dünne Hülle der Oocyste wird allmählich dicker. Die reife Oocyste mißt 20 auf 25 μ, hat eine

relativ dünne Hülle und enthält etwa 100 Sporozoiten, die wie bei den Legerellinen nicht in besondere Sporenhüllen eingeschlossen sind. Ein Restkörper ist nicht vorhanden (Fig. 882 e).

Dobellia würde eine außerordentlich interessante Form sein, wenn alle Angaben Ikedas sich bestätigen ließen, so vor allem die weitere Behauptung, daß auch die Oocysten geschlechtlich differenziert seien. Mir scheint es nicht wahrscheinlich, daß alle seine Schilderungen einer sorgfältigen Kritik standhalten werden; das gilt vor allem von den cytologischen Angaben, welche an dem sehr kleinen Objekt allzu breit hypothetisch einleuchtende Schlüsse ohne Kritik der Methode und des Präparats ziehen.

## 2. Unterordnung.

## **Haemosporidia** Danilewsky em.

Die Hämosporidien sind Formen, über deren Zugehörigkeit zu den Sporozoen in den letzten Jahren Zweifel ausgesprochen worden sind. Diese Frage ist wohl jetzt endgültig in dem Sinne entschieden, daß die Hämosporidien mit den Coccidien nahe verwandte Sporozoen sind, deren Abweichungen vom Sporozoentypus durch die Anpassung an den Blutparasitismus zu erklären sind. Wie einerseits die Hämogregarinen Blutschmarotzer sind, welche sich noch als echte Coccidien erkennen lassen, so sind die Haemoproteidae Hämosporidien, welche eine Anzahl von Coccidienmerkmalen noch beibehalten haben.

Aehnlich den Coccidien sind auch die Hämosporidien Zellschmarotzer; sie leben sämtlich während der agamen Periode ihres Lebens in den Blutzellen, und zwar den Erythrocyten ihrer Wirte; nur ausnahmsweise findet man sie in anderen Zellen, z. B. in den blutbereitenden Organen. Die Sporogonie jedoch, wie wir die metagame Fortpflanzung im Anschluß an die Verhältnisse bei anderen Sporozoen benennen, findet bei den genauer untersuchten Formen, den Hämosporidien von Säugetieren und Vögeln, in einem anderen Tier, einem Insekt, statt und verläuft in den Zellen resp. Geweben der Darmwand. Es ist also mit dem Generationswechsel ein Wirtswechsel kombiniert.

Die jüngsten Stadien der Hämosporidien, welche in den roten Blutkörperchen vorkommen, sind einkernige Gebilde von sehr geringer Größe. Beim Heranwachsen verändern sie ihre Gestalt, oft entspricht dieselbe schließlich annähernd der Form der infizierten Blutzelle. Viele Formen zeigen dauernd eine ausgeprägte amöboide Beweglichkeit, auch innerhalb des roten Blutkörperchens äußert sich dieselbe durch amöboide Formänderungen. Bei anderen Formen geht dieselbe frühzeitig verloren oder fehlt ganz.

Eine charakteristische Eigenschaft fast aller Hämosporidien ist die Ablagerung eines dunkeln, doppelt lichtbrechenden Pigments, welche im heranwachsenden Tier auf Kosten des Hämoglobins der Blutzelle stattfindet. Der Kern, dessen Lage eine sehr verschiedene sein kann, ist, wie bei den Coccidien, durch den Besitz eines Binnenkörpers ausgezeichnet.

Kontraktile Vakuolen kommen nicht vor, doch sind große, sehr auffallende Vakuolen eine verbreitete Erscheinung; sie sind wohl durch Stoffwechselvorgänge bedingt.

Die Fortpflanzung erfolgt in Form eines Generationswechsels zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Sie ist jedoch bei den genauer erforschten Formen, wie schon erwähnt, noch durch einen Wirtswechsel kompliziert; während nämlich die ungeschlechtliche im Blut des Warmblüters verläuft, kann die geschlechtliche nur im Körper eines für jede Art bestimmten blutsaugenden Insektes erfolgen. Wie das letztere sich durch den Stich selbst infiziert, indem es das parasitenhaltige Blut einsaugt, so infiziert es umgekehrt sein Opfer, indem es mit seinem Speichel Stadien des Hämosporids in die Stichwunde preßt.

Wir unterscheiden in der Unterordnung der Hämosporidien zwei Familien, deren Glieder sich in einigen Einzelheiten der Fortpflanzung unterscheiden. Gemeinsam ist ihnen die Form der Zygote. Diese umgibt sich nicht, wie bei den meisten Coccidien, mit einer festen Hülle, sondern bleibt nackt, nimmt eine längliche Bewegungsform an

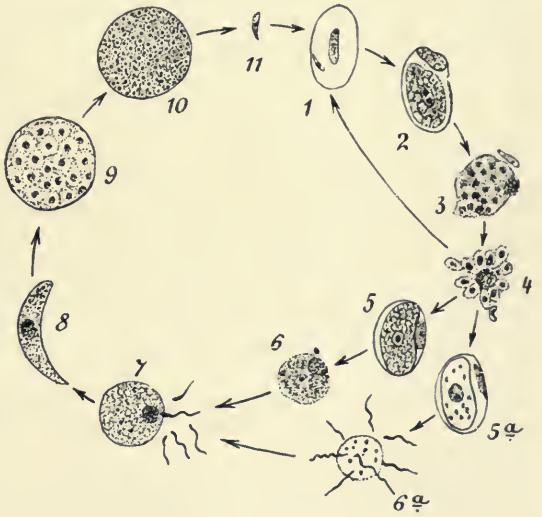



Fig. 883. Schema des Entwicklungskreises von Proteosoma. 1 Sporozoit, in das rote Blutkörperchen eindringend. 2—4 Agamogonie (Heranwachsen und Teilung der ungeschlechtlichen Form). 3 Kernvermehrung. 4 Teilung. 5 und 5a Gametocyten. (5 Makro-, 5a Mikrogametocyt). 6 u. 6a Reife Gameten (6 Makrogamet nach Ausstoßung des Karyosoms, 6a Mikrogameten noch am Restkörper haftend). 7 Befruchtung. 8 Ookinet (bewegliche Oocyste). 9 Sporoblastenbildung. 10 Sporozoitenbildung. 11 Sporozoit. (Nach Schaudinn.)

und wird beweglich. Dieses Stadium wird als der Ookinet bezeichnet. Wie wir sahen, kommt ein solcher auch bei einigen Coccidien schon vor.

Seine Weiterentwicklung verläuft in den beiden Familien der Hämosporidien verschieden, doch ist stets eine metagame Vermehrung nachzuweisen, welche zur Bildung einer großen Zahl von Sporozoiten führt. Bei den Hämosporidien sind die Sporozoiten niemals in Sporenhüllen eingeschlossen. Diese unter den Sporozoen einzigartige Besonderheit betrachte ich als eine Anpassung an die Bedingungen des Blutparasitismus und des Wirtswechsels, welche einen Aufenthalt der Sporozoiten im Freien unnötig machen.

Wir betrachten als Beispiel für den Entwicklungsgang eines Hämosporids Proteosoma, eine weitverbreitete bei Vögeln schmarotzende Form, wobei wir jedoch manche Eigenschaften von anderen Hämosporidien erwähnen.

Bei Proteosoma gelangen die Sporozoiten durch den Stich einer Mücke (Culex) in die Blutbahn eines Vogels. Sie besitzen

Eigenbeweglichkeit und dringen alsbald in rote Blutkörperchen ein. In diesen wachsen sie ziemlich rasch heran (Fig. 883, 1), ohne dabei ihre amöboide Beweglichkeit aufzugeben. Während des Wachstums zehren sie allmählich die Substanz des roten Blutkörpers auf; bei dem Stoffwechsel des Parasiten verwandelt sich das Hämoglobin in ein Pigment, welches sich in dessen Plasma in feinen Körnchen ablagert (Fig. 883, 2), welche gelb bis gelbbraun gefärbt sind.

Die heranwachsenden Hämosporidien teilen sich in eine größere Anzahl von Nachkommen (Fig. 883, 3), nachdem der Kern sich durch indirekte, mehrmals nacheinander erfolgende Zweiteilung entsprechend vervielfacht hatte. Bei diesem Vorgang der agamen Fortpflanzung (Schizogonie) bleibt ein Teil des Plasmas mit dem abgelagerten Pigment als Restkörper zurück (Fig. 883, 4).

Ebenso wie die Sporozoiten sind die aus diesem Vermehrungsvorgang entstandenen jungen Tiere beweglich und imstande, neue Blutkörperchen zu infizieren. Auch hier also dient die agame Vermehrung der multiplikativen Fortpflanzung, der Autoinfektion des Wirtes. Es pflegen eine Reihe von Generationen, welche durch Schizogonie entstehen, aufeinander zu folgen, ehe die zweite Fortpflanzungsweise, die geschlechtliche Fortpflanzung, sie ablöst.

Wie viele Generationen etwa durchlaufen sein müssen, wenn sich das Bedürfnis nach einer Reorganisation der Parasitenzellen durch einen geschlechtlichen Akt einstellt, ist noch nicht bekannt. Die Regelmäßigkeit, mit der nach einer Anzahl agamer Generationen geschlechtlich differenzierte Stadien auftreten, ist wie für die Coccidien, so auch für die Hämosporidien besonders charakteristisch. Nachdem eine gewisse Zeit nach der Infektion verstrichen ist, welche wohl je nach den Lebensbedingungen variieren kann, treten im Blut neben den Formen der Schizogonie ganz anders geartete Individuen auf. In den Blutkörperchen finden sich Stadien, welche aus den Produkten einer gewöhnlichen ungeschlechtlichen Teilung entstanden sind, welche aber die früher vorhandene Teilungsenergie nicht mehr aufweisen (Fig. 883, 5 u. 5a).

Sie wurden früher für Degenerationsprodukte gehalten, weil man wohl sah, daß sie mit der multiplikativen Fortpflanzung nichts zu tun hatten, aber nicht ahnte, daß auch eine propagative Fortpflanzung existiere: also gerade der entgegengesetzte Irrtum gegenüber dem, welchen man bei den Coccidien begangen hatte. Diese, bei vielen Hämosporidien bohnenförmigen Stadien findet man in der älteren Literatur meist als „Halbmonde“ bezeichnet. Bei manchen Hämosporidien sind sie Scheiben von mehr oder weniger ausgesprochen kreisförmigem Umriß.

Schon früh zeigen diese Gametocyten sich deutlich differenziert: die einen scheiden in ihrem dichten Plasma neben dem feinkörnigen Pigment andere fein verteilte Substanzen (wohl Reservestoffe) ab, die anderen haben ein hyalines Plasma und grobkörniges Pigment. Die ersteren sind die Makrogametocyten (Fig. 883, 5), die letzteren die Mikrogametocyten (Fig. 883, 5a).

Sind sie vollkommen herangewachsen, so verlassen beide Formen den roten Blutkörper; dabei verlieren sie, im Falle, daß sie solche besaßen, die Bohnenform und verwandeln sich in Kugeln (die sogenannten „Sphären“). Die Formänderung ist von einer Kontraktion in der Längsrichtung begleitet, jedenfalls spielt aber auch Wasserauf-

nahme eine Rolle bei dieser Erscheinung. Zu gleicher Zeit sollen Reifungserscheinungen an den Kernen vor sich gehen, welche an die Reifungserscheinungen bei den Coccidien erinnern, jedoch ebenso wenig wie bei diesen genauer untersucht sind.

Die Makrogameten sind damit empfängnisreif geworden (Fig. 883, 6).

Die Mikrogametocyten erzeugen jedoch erst noch aus einem Teil ihrer Substanz die Mikrogameten in genau derselben Weise, wie dies bei den Coccidien geschieht; der Kern teilt sich in eine größere Anzahl Tochterkerne, und es entstehen bei Proteosoma 4 bis 8 Mikrogameten an der Oberfläche, während der innere Teil der Mikrogametocyte als Restkörper übrig bleibt (Fig. 883, 6a). Die Mikrogameten haben keine Geißeln, sondern bewegen sich durch schlängelnde Biegungen des Körpers; sie sind langgestreckte Spindeln, und der größte Teil ihres Leibes besteht aus Kernsubstanz, welche von einer dünnen Plasmaschicht überzogen ist. Bei manchen Formen sollen sie eine undulierende Membran besitzen (?) (Fig. 900, S. 899).

Die beiden geschlechtlichen Formen sind dazu bestimmt, sich zu vereinigen und dadurch die Befruchtung herbeizuführen.

Diese letztere erfolgt aber, wie auch die Reifung der Geschlechtsprodukte nicht in dem Blut des warmblütigen Wirtes, sondern erst im Darm eines blutsaugenden Arthropoden. Man vermutet, daß die Uebertragung aus dem einen Wirt in den anderen zugleich den Reiz zur Vereinigung beider Geschlechtsindividuen darstellt. Dabei sind die Autoren nicht einig, ob die Abkühlung oder Wasseraufnahme resp. Aenderung des Mediums die Entscheidung herbeiführt. Vielleicht wirken die verschiedenen äußeren Verhältnisse zusammen. Doch sprechen alle neueren Beobachtungen eher für eine Wirkung der Verdünnung des Mediums.

Die Mikro- und Makrogameten von Proteosoma geraten aus dem Blut des Vogels durch den Stich einer der gewöhnlichen Schnaken der Gattung Culex in deren Darm. Die männlichen Elemente schwärmen von ihrem Restkörper weg, und je ein Mikrogamet dringt durch einen Empfängsnishügel in einen Makrogameten ein, und ihre Kerne verschmelzen (Fig. 883, 7).

Der befruchtete Makrogamet (die Zygote) zeigt gegenüber den Coccidien in seiner weiteren Entwicklung eine bemerkenswerte Abweichung. Während bei den Coccidien der Befruchtung sogleich eine Encystierung der Copula folgt, worauf die Oocyste mit dem Darminhalt entleert wird, bedarf das Hämosporid einer anderen Entwicklung, um den Vorteil des Uebertrittes in einen neuen Wirt auch auszunützen.

Zu diesem Zweck macht die Zygote ein bewegliches Zwischenstadium durch, welches Schaudinn den Ookineten nannte (Fig. 883, 8). Dieses bewegliche, gregarinenähnliche Stadium bohrt sich in die Wand des Mückendarms ein, verliert daselbst seine Beweglichkeit und wandelt sich in eine kugelige Cyste um. Die letztere, die Oocyste, wächst gewaltig heran, gerät bald in die äußeren Darmschichten und wölbt sich mit denselben weit in die Leibeshöhle vor. Denn die Oocyste wächst auch während der weiteren Entwicklung noch bedeutend, wodurch sie sich erheblich von den Oocysten der anderen Sporozoengruppen unterscheidet.

Der Kern der Oocyste teilt sich in zahlreiche Kerne, und das Plasma zerfällt dementsprechend in zahlreiche Sporoblasten, welche sich aber nicht durch Abscheidung einer Schale in Sporen verwandeln (Fig. 883, 9).

Vielmehr, um die Neuinfizierung des Warmblüters durch die Mücke zu ermöglichen, teilen sich die Sporoblasten direkt in eine Unmenge von Sporozoiten (Fig. 883, 10), welche nach dem Platzen der Oocystenwand in die Leibeshöhle der Mücke gelangen. Von dort können sie durch den Lymphstrom im ganzen Körper der Mücke verschleppt werden; sie sammeln sich aber, offenbar einer chemotaktischen Reizung folgend, in den Speicheldrüsen der Mücken; mit dem Speichel werden sie von dem Insekt beim Stechen in das Blut des warmblütigen Wirtes gepreßt, wo sie in rote Blutkörperchen eindringen, um den Lebenskreis von neuem zu beginnen (Fig. 883, 11, 1).

Schaudinn glaubte, bei den Tertianaparasiten den entsprechenden Formen der Trypanosomen vergleichbare „männliche", „weibliche" und „indifferente" Sporozoiten unterscheiden zu können. Ebenso glaubte er, die Agameten im Blut in drei entsprechende Typen einteilen zu können, unter denen die „männlichen" durch trypanosomenähnliche, geißeltragende Fortpflanzungsstadien ansgezeichnet seien. Diese Annahmen konnten nicht bestätigt werden.

Sie waren veranlaßt durch Vorstellungen, welche sich Schaudinn beim Studium des Blutparasiten des Steinkauzes Haemoproteus noctuae gebildet hatte. Durch Mischinfektionen getäuscht, hatte er die Entwicklungsgeschichte von Hämosporidien und Trypanosomen fälschlich kombiniert und war so zur Auffassung gelangt, daß die Trypanosomen und Hämosporidien nächst verwandt seien. Diese Annahmen waren falsch und neue Forschungen haben gezeigt, daß Haemoproteus ein typisches Hämosporid ist.

Die Gattung ist der Vertreter einer besonderen Familie der Hämosporidien, der Hämoproteiden, welche sich von den Malariaparasiten und ihren Verwandten dadurch unterscheidet, daß 1) die Stadien in den Blutkörperchen keine Teilungsvorgänge durchmachen, sondern sogleich zu Gametocyten heranwachsen (? s. u. S. 889); 2) der Ookinet sich im Blutsauger nicht zur Oocyste und zahlreichen Sporozoiten weiter entwickelt, sondern 3) diese Vermehrung erst im Wirbeltierwirt in verschiedenen inneren Organen stattfindet. Wie diese Vorgänge im einzelnen zu deuten sind, ist unten (S. 888) erörtert.

Die Hämosporidien sind Schmarotzer, welche ihre agamen Stadien stets in den Blutkörperchen von Wirbeltieren durchmachen. So kommen sie in Fischen, Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren vor, und zwar in zahlreichen Arten derselben. Da sie ihre Befruchtung und metagame Vermehrung in Arthropoden durchmachen, so bezeichnet man in der bei anderen Parasiten üblichen Weise das Wirbeltier als den Zwischenwirt, den wirbellosen Blutsauger als den eigentlichen Wirt des Hämosporids.

Die Art und die Folgen ihres Parasitismus sind unten ausführlich besprochen. Es ist von Vorteil, die einzelnen Formen erst zu schildern, ehe die allgemeinen Tatsachen zur Darstellung gelangen.

Hämosporidien sind über die ganze Erde, wohl mit Ausnahme des höchsten Nordens, verbreitet; doch ist eine größere Formenmannigfaltigkeit und weitere Verbreitung in den tropischen und subtropischen Gegenden der Erde festzustellen.

Treten die Formen der Schizogonie in einem Wirt massenhaft auf, so können sie durch die Zerstörung der roten Blutkörperchen und Erzeugung schädlicher Stoffwechselprodukte sehr schwere Erkrankungen herbeiführen. Für den Menschen ist vor allem die Malaria in ihren verschiedensten Formen von größter Bedeutung.

Wir unterscheiden jetzt unter den Hämosporidien zwei Familien:

1. Familie: Haemoproteidae n. fam.

Formen ohne Vermehrung in den roten Blutkörperchen von Wirbeltieren (?), mit multiplen Vermehrungsstadien in den inneren Organen des Wirbeltierwirtes, welche direkt von Ookineten abstammen, die selbst in Arthropoden keine Vermehrungsstadien durchmachen.

2. Familie: Plasmodidae.

Formen mit multipler Vermehrung in den roten Blutkörperchen von Wirbeltieren, deren Ookinet im Arthropoden in der Darmwand wächst und als Oocyste zahlreiche Sporozoiten erzeugt, welche mit dem Speichel des Blutsaugers in die Blutbahn des Wirbeltieres geraten und dort die roten Blutkörperchen infizieren.

## 1. Familie: **Haemoproteidae** n. fam.

Parasiten der roten Blutkörperchen, welche bisher nur bei Vögeln und vielleicht bei Reptilien beobachtet wurden. In den roten Blutkörperchen sind bisher keine Vermehrungsstadien mit Sicherheit festgestellt worden. Die Infektion der roten Blutkörperchen des Vogels wird durch Stadien vermittelt, welche durch Teilung der Ookineten in eine große Zahl von Sprößlingen entstehen. Diese mit der Sporogonie anderer Coccidiomorphen zu homologisierende Vermehrung geht nicht im Ueberträger, sondern in inneren Organen des Wirbeltiers vor sich. Die hantel- oder bohnenförmigen Gametocyten werden auch als Halteridien bezeichnet. Sie machen ihre Reifung im Darm eines Arthropoden, meist einer pupiparen Fliege (Lausfliege) durch. Der nach der Befruchtung entstehende Ookinet wandert nicht in die Darmwand ein, wie bei den Plasmodiden, sondern wird beim Stechen ganz in die Blutbahn des Wirbeltiers gespritzt. Die metagame Vermehrung erfolgt durch eine intensive Teilung in den inneren Organen des letzteren. Die Sprößlinge (wohl = Sporozoiten) befallen die roten Blutkörperchen und wachsen in ihnen zu Gametocyten heran.

### Gattung: **Haemoproteus** Kruse.

Die Gattung Haemoproteus spielte in der Protozoenforschung eine erhebliche Rolle infolge der theoretischen Deutungen, welche Schaudinn seinen seither als in vielen Punkten unrichtig nachgewiesenen Annahmen über diese Blutparasiten gab. Er war offenbar einer Mischinfektion zum Opfer gefallen, welche bei seinem Versuchsobjekt sehr häufig ist. So kam es, daß er in einem Entwicklungskreis Stadien von Trypanosomen und Haemoproteus vereinigte und aus den so gewonnenen Ergebnissen sehr kühne aber jetzt nicht mehr haltbare Schlüsse zog.

Haemoproteus kommt in vielen Vögeln vor in Formen, welche vielfach nicht leicht zu verstehen sind und zu mancherlei Verwechslungen Anlaß geben können.

In den roten Blutkörperchen von Vögeln findet man sehr kleine Parasiten, welche jungen Malariaparasiten ähneln. Indem diese heran-

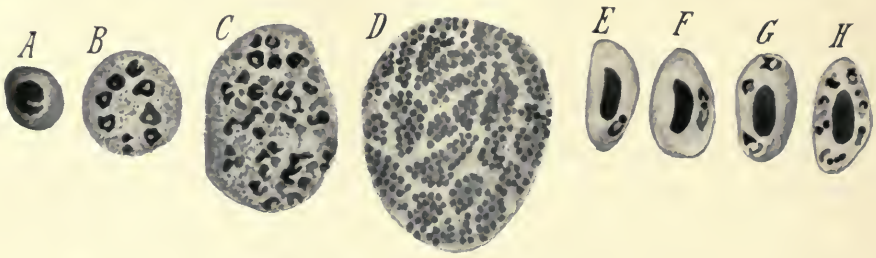



Fig. 884 A—H. Haemoproteus columbae. A—D Umwandlung des „Ookineten" in eine vielkernige Cyste. Dieser Vorgang erfolgt innerhalb eines Leukocyten der Taube, und zwar in der Lunge. E—F Mit den Sporozoiten infizierte Erythrocyten. (Nach Aragao.)

wachsen, werden sie zu den sogenannten „Halteridien"; es sind dies bohnen- oder hantelförmige große Parasiten, welche schließlich den größten Teil des Innenraums eines Erythrocyten einnehmen, dessen Kern zur Seite drängen und in ihrem eigenen Plasma Reservesub-

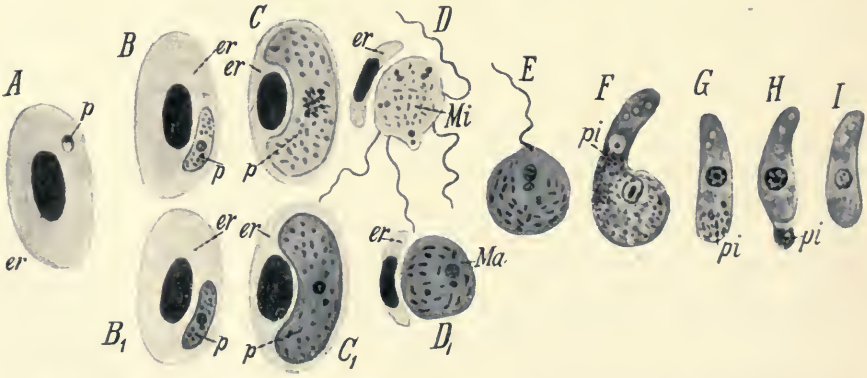



Fig. 885 A—I. Entwicklung der Gameten, deren Reifung, die Befruchtung und Bildung des „Ookineten" bei Haemoproteus columbae. A Junger Gametocyt im Erythrocyten. B, C Heranwachsen des Mikrogametocyten. $B_1$, $C_1$ Heranwachsen des Makrogameten. D, $D_1$ Austritt beider aus dem Erythrocyten, Reifung. E Befruchtung. F—I Umwandlung in den beweglichen Ookineten. G, H Pigmentabschnürung. *er* Erythrocyt. *p* Parasit. *Mi* Mikrogametocyt. *Ma* Makrogamet. *pi* Pigmentanhäufung im Hinterende des Ookineten. Die Stadien D—I verlaufen normalerweise im Darm von Lynchia lividicolor (Oliv.). (Im Anschluß an Schaudinn u. a. nach Aragao.)

stanzen und Pigment ablagern. Aber man hat an ihnen im Erythrocyten des Vogels keine Vermehrungsvorgänge mit Sicherheit nachweisen können. Es sind zwar von Labbé 1894 bei den Formen aus Feldlerche und Buchfink eigenartige Vermehrungsstadien beschrieben worden.

Trotz der mangelnden Beweise halte ich für möglich und sogar für wahrscheinlich, daß bei manchen, wenn nicht bei allen Hämoproteiden neben der Sporozoitenbildung noch eine Schizogonie in inneren

Organen oder in Blutzellen des Wirbeltiers vorkommt. Reichenow gibt sogar an, daß er bei der adriatischen Silbermöve (Larus cachinnans) im peripheren Blut Schizogonie eines „Halteridiums“ mit Rosettenstadien, wie bei Proteosoma und Plasmodium beobachtet habe.

Für die Halteridienformen ist durch zahlreiche Untersuchungen mit Sicherheit erwiesen, daß sie die Gametocyten des Haemoproteus sind. An ihnen, und zwar an dem Haemoproteus aus der Krähe, hat Mc Callum als erster die geschlechtlichen Vorgänge bei den Hämosporidien nachgewiesen; seine Beobachtungen sind seither von vielen Untersuchern bestätigt worden und werden alljährlich in vielen Kursen demonstriert.

Die Halteridien sind, wie die Gametocyten der Coccidien und Malariaparasiten, geschlechtlich differenziert; sie sind entweder reservestoffreiche Makrogametocyten oder reservestoffarme Mikrogametocyten. Im Blut eines blutsaugenden Insekts erfolgt die Reifung der Gameto-

Fig. 886. Befruchtung bei Haemoproteus noctuae. *Mi* Mikrogameten. *Ma* Makrogamet. *Er* Erythrocyt. *G* Teil eines in einem Erythrocyten noch eingeschlossenen Gameten. (Nach einer Mikrophotographie von Wasielewski.)

cyten, die Bildung der Mikrogameten und die Befruchtung (vgl. Fig. 885 und Fig. 886). Dann wandelt sich bei H. columbae die Zygote in einen Ookineten um, welcher nicht in die Darmwand eindringt, sondern welcher, ohne im Insekt Vermehrungsvorgänge erlebt zu haben, durch dessen Stich in die Blutbahn eines Vogels gelangen soll.

Dort sollen erst die der Sporogonie entsprechenden Vermehrungsvorgänge eintreten. In Leukocyten, welche sich an die Wand von Kapillaren der Lunge, Milz, Niere und des Knochenmarks anheften, sollen sich die Ookineten in relativ große schlauchförmige Gebilde umwandeln, eine sehr reichliche Kernvermehrung erfahren und schließlich in eine Unmenge kleiner Keime zerfallen (Fig. 884 D). Die großen Körper dieser Stadien (auch „Cysten“ genannt) bilden in feinen Kapillaren oft einen vollkommenen Ausguß des Lumens. Sie platzen und entlassen ihren Inhalt, die Sporozoiten, in den Blutstrom, wo sie nun die Infektion der roten Blutkörperchen bewirken. Meist erfolgt letztere wohl schon in den inneren Organen, doch werden auch Cysten oder Teile von solchen in ungeplatztem Zustand vom Blutstrom mitgerissen. Die Keime der Sporozoiten sind die kleinen, den Plasmodien

gleichenden Stadien, mit denen wir oben unsere Schilderungen begannen. In dieser Weise wäre der Zeugungskreis geschlossen.

Dabei ist noch nicht geklärt, wie die Umwandlung des Ookineten in die vielkernigen „Cysten" vor sich geht. Ferner ist unklar, ob letztere aus ihren Sprößlingen wieder hervorgehen können, und ob diese sich von neuem vermehren können, ehe sie zu Halteridien werden. Es ist daher die starke Ueberschwemmung des Blutes der Vögel mit Parasiten im akuten Stadium der Krankheit sowie das Auftreten von Rezidiven noch nicht erklärt. Schon Aragao gab an, daß durch Injektion der Ookineten in die Blutbahn die Infektion erzielt werden kann, was u. a. von Gonder bestätigt wurde.

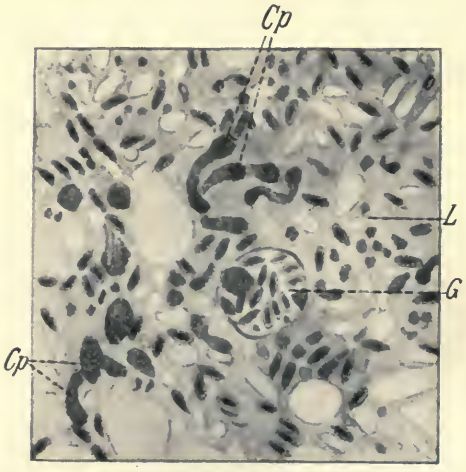



Fig. 887. Schnitt aus einer Lunge einer künstlich mit Haemoproteus columbae infizierten Taube. *L* Lungengewebe. *Cp* Cysten in Kapillaren. *G* Gefäßlumen mit Cysten. (Nach Aragao.)

Ueberträger sind wahrscheinlich stets Lausfliegen (Hippoboscidae) und verwandte Formen. Die Infektion erfolgt stets bei ganz jungen Nestvögeln, in denen erst eine akute Phase der Krankheit sich zeigt. Später, wenn sich nunmehr die nicht mehr vermehrungsfähigen Gametocyten, die Halteridien, im Blut finden, sind die älteren Vögel nicht mehr akut krank, wohl aber eine ständige Infektionsquelle, „Reservoire", wie das mit Trypanosomen infizierte Wild (vgl. S. 496).

Haemoproteusarten werden aus zahlreichen Vögeln beschrieben, und zwar aus Singvögeln und Raubvögeln. Viele sind als besondere Arten beschrieben worden, doch können wir über die Abgrenzung der Formen noch kein Urteil abgeben.

Die bekanntesten Formen sind:

### 1. **Haemoproteus noctuae** Celli und Sanfelice.

1904 Schaudinn, Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochäte. In: Arb. Kais. Gesundheitsamt. Vol. 20. p. 387.

Aus dem Blut des Steinkauzes Glaucidium (= Athene) noctua (Retz.) und anderer Eulenarten. Die Art wurde in Europa (Deutschland, Oesterreich, Italien, Frankreich etc.), in Algier und Nordamerika nachgewiesen. Nach Schaudinn wird sie durch die Schnake Culex pipiens (L.) übertragen (vgl. Fig. 901, S. 899).

### 2. **Haemoproteus columbae** Celli und Sanfelice.

1891 Celli u. Sanfelice, Ueber die Parasiten des roten Blutkörperchens im Menschen und in Tieren. In: Fortschr. der Medizin. Jahrg. 1891. No. 12. p. 499 etc.

1906 Sergent, E. u. E., Sur le second hôte de l'Hémoproteus (Halteridium) du pigeon. In: C. R. Soc. Biol. Vol. 61. No. 64.

1908 Beaurepaire-Aragao, H. de, Ueber den Entwicklungsgang und die Uebertragung von Haemoproteus columbae. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 12. p. 154.

Die Entwicklung dieses Parasiten der Haustaube wurde oben geschildert. Er wurde in Italien, Algier, Frankreich, Brasilien gefunden. Als Ueberträger wurden in Algier die Hippoboscide (Fliege) Lynchia maura Bigot, in Brasilien L. brunea oder lividicolor (Oliv.) nachgewiesen, welche sich dauernd auf den Tauben aufhalten und schon die jungen Nestlinge infizieren.

### 3. Haemoproteus Danilewskii (Grassi und Feletti).

1890 Laverania Danilewskii Grassi u. Feletti. In: Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenkunde. Vol. 9. p. 463.
1899 Literatur s. Labbé. In: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 79.

Es ist vorläufig unklar, bis zu welchem Grad sich die unter verschiedenen Namen (H. passeris, alaudae, fringillae etc.) beschriebenen Arten voneinander trennen lassen. Sie kommen in einer ganzen Reihe auch nicht näher miteinander verwandter Vogelarten vor. Die älteren

Fig. 888 a—c. Haemoproteus Danilewskii var. tinunculi. a Jüngstes Stadium im roten Blutkörperchen des Falken. b Etwas älteres Stadium (Siegelringform). c Multiple Infektion des roten Blutkörperchens. Alle Vergr. 1720. (Nach v. Wasielewski und Wülker.)

Untersuchungen nahmen an, daß es sich um eine Art handele; möglicherweise ist diese Annahme zutreffend. v. Wasielewski und Wülker bezeichnen die von ihnen studierte Form aus dem Turmfalken als H. Danilewskii var. tinunculi.

An dieser Form haben die genannten Autoren einen Entwicklungsgang festgestellt, der in den wesentlichen Punkten mit der von Aragao beschriebenen Entwicklung von H. columbae übereinstimmt. Da aber die vorliegende Untersuchung die genaueste über Haemoproteus ist, sei kurz auf sie eingegangen nach den noch unveröffentlichten Forschungen v. Wasielewskis und Wülkers, welche diese Autoren mir gütigst zur Verfügung stellten.

Im peripheren Blut junger Falken finden sich in den roten Blutkörperchen kleinste Gebilde, offenbar mit einer Vakuole und randständigem Kern; sie messen nur 0,5—1 μ im Durchmesser (Fig. 888 a). Beim Wachsen werden sie ausgesprochen siegelringförmig (Fig. 888 b), werden auch amöboid. Neben der regelmäßigen Einzelinfektion der Erythrocyten finden sich oft Mehrfachinfektionen (Fig. 888 c). Gruppen von Parasiten können in verschiedenen Teilen der Wirtszellen liegen. Wenn sich auch die jungen Parasiten zuerst an die Außenseite der

Blutzelle anlegen, später liegen und wachsen sie sicher im Innern der Zellen. Das Plasma wird vakuolisiert und zeigt färbbare Einschlüsse, welche fälschlich für Blepharoplasten gehalten worden sind, aber sicher mit solchen nichts zu tun haben.

Wenn die Parasiten etwa die Größe des Blutzellkerns (10 μ) erreicht haben, treten in ihnen Körner dunklen Pigments auf. Eine Vermehrung dieser Individuen in den Blutkörperchen ist nicht beobachtet worden.

Dagegen gehen aus ihnen die Gameten hervor. Diese sind sehr bald als geschlechtlich differenziert zu erkennen. Die männlichen haben lockeres Protoplasma mit sehr großem, bis an den Rand des Körpers reichenden Kern (Fig. 889 b), die weiblichen dichtes, stark färbbares Plasma und kleineren Kern (Fig. 889 a). Beide Typen nehmen hantelförmige Gestalt an, legen sich über den Kern der Blutzelle oder biegen sich um ihn herum. Das Plasma der Weibchen enthält stark färbbare Granulationen. Während des Wachstums der

Fig. 889. Fig. 890.

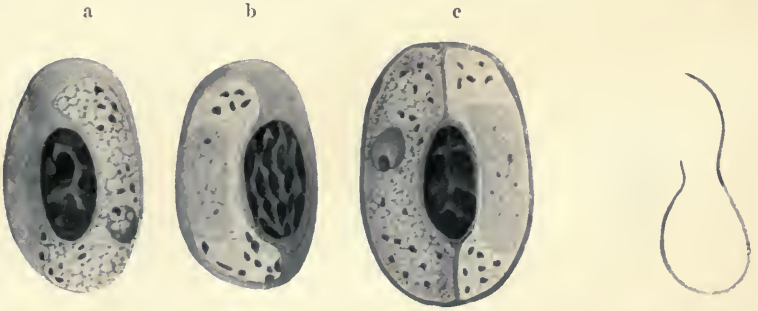



Fig. 889 a—c. Haemoproteus Danilewskii var. tinunculi. a Makrogametocyt. b Mikrogametocyt. c Doppelinfektion mit beiden Typen von Gametocyten in roten Blutkörperchen des Falken. Vergr. 3000. (Nach v. Wasielewski u. Wülker.)

Fig. 890. Haemoproteus Danilewskii var. tinunculi. Ein Mikrogamet. Vergr. 3000. (Nach v. Wasielewski u. Wülker.)

Stadien wird das anfänglich grünliche Pigment schwarzgrün und doppelt lichtbrechend. Das Pigment ist meist polar gelagert. Die färbbaren Granula haben bei früheren Autoren zu vielen falschen Deutungen Anlaß gegeben (Parthenogenese, Reifungsteilungen etc.). Beim Wachstum füllen die Gameten den Erythrocyten fast vollkommen aus, oft bilden sie einen fast ganz geschlossenen Ring um den Kern herum. Ganz vollgestopft erscheint die Blutzelle, wenn mehr Individuen von Haemoproteus sie infiziert haben, z. B. 6 oder 8.

Nur Einzel- oder Doppelinfektionen (Fig. 889 c) liefern normale reife Gameten; bei Mehrinfektionen platzen die Blutzellen vor der Reifung der Parasiten, welche im Blut zugrunde gehen oder phagocytiert werden. Neuinfektionen von Blutzellen durch solche Keime kommen nicht vor.

Die Reifung der Gameten und die Befruchtung erfolgt im Experiment genau in der Weise, wie sie für die Hämosporidien zum ersten Mal von Mc Callum angegeben worden ist (1898).

Die Gamonten treten im Präparat wie im Darm des Wirtsinsekts aus den platzenden Blutkörpern und runden sich zu Kugeln ab. Am

Makrogameten konnten Reifungserscheinungen nicht beobachtet werden; ebensowenig ist die Bildung der langen, wurmförmigen Mikrogameten aus dem Mikrogametocyten genau cytologisch verfolgt worden. Jedenfalls handelt es sich um typische Hämosporidien-Mikrogameten mit langgestrecktem Kern ohne Geißeln (Fig. 890). Von den von Schaudinn beschriebenen Baueigentümlichkeiten ist nichts zu bemerken.

Die Befruchtung (Fig. 891 a u. b) erfolgt durch Eindringen eines Mikrogameten in den Makrogameten, der ihm einen Befruchtungshügel entgegenstreckt. Die Kerne wandern aufeinander los und vereinigen sich, nachdem die übrige Substanz des Mikrogameten vollständig mit dem Plasma des Makrogameten verschmolzen ist. Das Pigment des Mikrogametocyten bleibt nach Ablösung der Mikro-

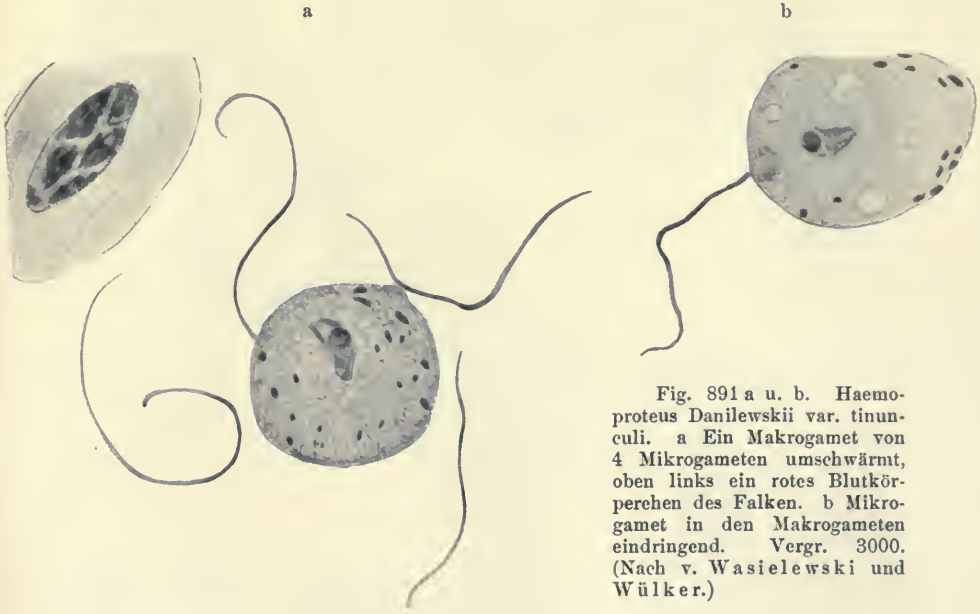



Fig. 891 a u. b. Haemoproteus Danilewskii var. tinunculi. a Ein Makrogamet von 4 Mikrogameten umschwärmt, oben links ein rotes Blutkörperchen des Falken. b Mikrogamet in den Makrogameten eindringend. Vergr. 3000. (Nach v. Wasielewski und Wülker.)

gameten mit einem erheblichen Teil des Plasmas im Restkörper zurück; in der Zygote wird das Pigment des Makrogametocyten nach der Umwandlung in den Ookineten ausgestoßen.

Die Zygote streckt nämlich einen spitzen Fortsatz aus und setzt sich in dessen Längsrichtung in Bewegung, wobei sie am Hinterende einen kugeligen Restkörper abstößt, welcher die Hauptmasse ihres Pigments enthält (Fig. 892). Selten wird ein zweiter Restkörper mit übriggebliebenem Pigment abgeschnürt.

Ein Ookinet mißt etwa 20 μ in der Länge. Nach Abstoßung des Restkörpers setzt sich der Ookinet ähnlich wie eine Gregarine in Gleitbewegungen, die wohl auf ähnlichen Ursachen beruht wie bei jenen Tieren (vgl. S. 45). Eine Verhärtung der Pellicula des Ookineten am Vorderende wird durch zwei stark färbbare Gebilde angedeutet (Fig. 894). Wie hart diese Stelle ist, wird ersichtlich, wenn ein Ookinet sich durch eine rote Blutzelle durchbohrt.

Der Ookinet, wahrscheinlich beim Stich des Insekts direkt ohne vorhergegangene weitere Entwicklung oder Teilung auf den jungen Nestfalken übertragen, gibt Anlaß zur Bildung von metagamen Vermehrungsstadien im Vogel. Diese wurden nur bei jungen, frisch infizierten Vögeln gefunden, und zwar bisher nur in der Niere, kommen aber wohl auch in anderen Organen, so Milz, Leber, Lunge in den Kapillaren vor. Dort finden sich wenigkernige Stadien in mononukleären Leukocyten, vielkernige Stadien auch frei (vielleicht beim Präparieren oder normalerweise beim Wachsen aus den zerplatzten Leukocyten gefallen). Diese Agamonten scheinen in zwei Typen,

Fig. 892 a—c. Ookineten von Haemoproteus Danilewskii var. tinunculi. a Noch abgekugelter Makrogamet nach der Befruchtung (Zygote). b u. c Der Ookinet entwickelt sich aus der Zygote und stößt Restkörper mit Pigment ab. Daneben rote Blutkörper des Falken. Vergr. 3200. (Nach v. Wasielewski und Wülker.)

wohl weiblichen und männlichen aufzutreten (Fig. 893 a und b). Sie sind manchmal wenig-, manchmal vielkernig (bis zu 200 Kernen).

Die vielkernigen Stadien zerfallen in kleine einkernige Individuen, welche — vorläufig allerdings ohne direkten Beweis — mit den Stadien identifiziert werden, welche in den roten Blutkörperchen zu Gamonten heranwachsen.

Ganz klar ist diese Abstammung nicht nachgewiesen, ebenso wie die Abkunft der multiplen Teilungsstadien der Agamonten vom Ookineten noch nicht geklärt ist.

Als Ueberträger beim Falken kommt wahrscheinlich die flügellose Fliege Carnus hemapterus in Betracht, welche an den Nestjungen saugt.

Die Infektion mit Haemoproteus scheint den Vögeln viel weniger zu schaden als diejenige mit Proteosoma. Erst wenn die Hantelform ausgebildet ist, verschwindet das Hämoglobin aus dem Blutkörperchen, auch der Kern degeneriert nicht sehr schnell. Allerdings findet man am 8. Tage der Infektion im Blutplasma zahlreiche Trümmer von zerfallenen Blutkörperchen und in Menge das Pigment aus den Rest-

Fig. 893 a und b. Fig. 894.

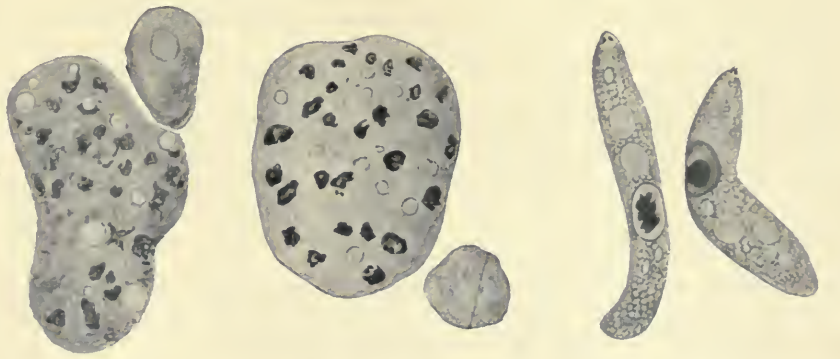


Fig. 893 a u. b. Haemoproteus Danilewskii var. tinunculi. Multiple, agame Vermehrung in der Niere junger Falken. a Weiblicher, b männlicher Typus (?). Vergr. 2000. (Nach v. Wasielewski und Wülker.)

Fig. 894. Haemoproteus Danilewskii var. tinunculi. Zwei Ookineten. Vergr. 3000. (Nach v. Wasielewski und Wülker.)

körpern; auch wird die Milz stark vergrößert und vom Pigment schwarz gefärbt, ebenso wie Leber, Nieren und Knochenmark.

Haemoproteus Danilewskii oder ähnliche Formen kommen im Blut von Vögeln (Sperlingsvögeln, besonders Lerchen, ferner Raben, Raubvögeln etc.) vor und sind in Europa (Deutschland, Frankreich,

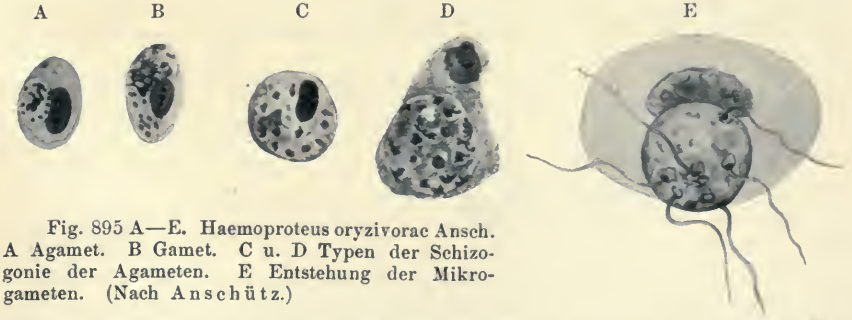



Fig. 895 A—E. Haemoproteus oryzivorae Ansch. A Agamet. B Gamet. C u. D Typen der Schizogonie der Agameten. E Entstehung der Mikrogameten. (Nach Anschütz.)

Italien, Rußland), in Nordafrika, im tropischen Afrika, in Indien sowie in Amerika beobachtet worden.

---

### 4. Haemoproteus oryzivorae Anschütz.

1909 Anschütz, G., Ueber den Entwicklungsgang des „Haemoproteus oryzivorae" n. sp. In: Centralbl. Bakt. Paras. Abt. I. Orig. Vol. 51. p. 654.

In dem Reisvogel (Padda oryzivora) kommt ein Haemoproteus vor, der sich in den wesentlichen Zügen dem Haemoproteus columbae nach

der Darstellung von Aragao anschließt. Die Mehrzahl der importierten Reisvögel ist nach Anschütz mit dem Parasiten infiziert. Im Blut findet er sich stets in zwei differenten Formen, welche auf primäre sexuelle Differenzierung hinweisen. Die Agameten zeigen in großen mononukleären Zellen in den Kapillaren von Knochenmark, Gehirn, Lunge, Milz, seltener Leber Schizogonie, die der von Aragao für H. columbae beschriebenen ähnelt, und zwar geht diese Vermehrung der Agameten nach zwei verschiedenen Typen vor sich, welche mit der sexuellen Differenzierung in Zusammenhang gebracht werden.

Die sich vermehrenden Agameten sind pigmentfrei. Die sich entwickelnden Gameten werden halbmondförmig; die Makrogameten enthalten ein gelbschwärzliches Pigment. Die Mikrogametocyten kugeln sich nach der Blutaufnahme im Präparat rasch ab und entwickeln nach 4 Minuten in der typischen Weise die Mikrogameten (Fig. 895 E)

---

Anzuführen wären hier ferner:

Haemoproteus syrnii Mayer aus dem Kauz Syrnium aluco.
H. fringillae Labbé aus Fringilla coelebs.
H. Mansoni Sambon aus Lagopus scoticus.
H. agamae Wenyon aus der Eidechse (!) Agama colonorum im Sudan.

In Vögeln besonders in Afrika wurden noch eine Menge Formen gefunden und zum Teil benannt, zum Teil als H. Danilewskii bezeichnet.

## 2. Familie: **Plasmodidae.**

Blutkörperchenschmarotzer von Säugetieren, Vögeln (und wohl Reptilien), welche ihre Wachstumsperiode als Agameten in oder auf je einem Erythrocyten durchmachen, meist sehr ausgesprochene amöboide Beweglichkeit und im Zusammenhang damit keine stärkere Oberflächendifferenzierung des Ektoplasmas besitzen, und fast stets durch die Abscheidung eines dunklen hämatogenen Pigments in ihrem Plasma ausgezeichnet sind.

Wir unterscheiden folgende, noch nicht scharf gegeneinander abzugrenzende Gattungen:

1) Proteosoma
2) Plasmodium
3) Laverania
4) Achromaticus
5) Polychromophilus
6) Haemocystidium.

Meist sind die Gattungen durch Besonderheiten der agamen Fortpflanzung, durch die Form der Gameten, durch die Tiergruppe, in welcher progame und metagame Stadien schmarotzen, gekennzeichnet.

### Gattung: **Proteosoma** Labbé.

Vogelparasiten, welche sich kaum von den Angehörigen der Gattung Plasmodium unterscheiden. Bei dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens ist es nützlich, die Gattung vorläufig zu unterscheiden.

Die Gattung ist bei Vögeln aller Erdteile, und zwar besonders in den Tropen und Subtropen, doch auch in den kühleren Zonen verbreitet. Es ist noch unsicher, ob sich in den verschiedenen Wirten eine größere Anzahl von Arten unterscheiden lassen. Einige Formen, die wir unten anführen, zeigen unterscheidende Merkmale. Immerhin ist es berechtigt, vorläufig die Mehrzahl der Vorkommnisse in der Art Proteosoma praecox zu vereinigen.

**Proteosoma praecox** (Grassi und Feletti).

1890 Haemamoeba praecox Grassi e Feletti, Ancora sui parassiti malarici degli uccelli. In: Boll. mens. della Acc. Gioenia di Sci. nat. Catania. Fasc. 14 (siehe auch Fasc. 13).
1891 Haemoproteus Celli und Sanfelice. Ueber die Parasiten des roten Blutkörperchens im Menschen und in den Tieren. In: Fortschritte der Medizin. Vol. 9. No. 12—14.
1891 Cytosporon malariae Danilewsky, Contribution à l'étude de la microbiose malarique. In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 5. p. 758.
1892 Haemamoeba subpraecox Grassi e Feletti, Contribuzione allo studio dei parassiti malarici. In: Atti Accad. Gioenia di Sci. nat. Catania. Mem. 5. Ann. 69.
1894 „Proteosoma Grassi" Labbé, Parasites endoglobulaires du sang des vertébrés. In: Arch. Zool. expér. Sér. 3. Vol. 2. p. 142, 157.
1898 Opie, On the Haemocytozoa of birds. In: Journ. exper. Med. Vol. 3. p. 79.
1898 Ross, Report on investigation into malaria. In: Ind. med. Journ. April und Mai.
1899 Schaudinn, F., Ueber den Generationswechsel der Coccidien und die neuere Malariaforschung. In: Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin. No. 7. p. 159.
1900 Grassi, B., Studi ulteriori sulla malaria. In: Rendic. R. Accad. Lincei. Cl. nat. Vol. 9. Ser. 5. Fasc. 7.
1901 Ruge, R., Untersuchungen über das deutsche Proteosoma. In: Centralbl. f. Bakt. Orig. Vol. 39. p. 187.
1907 Proteosoma Hartmann, Das System der Protozoen. In: Arch. f. Protistenkunde. Vol. 10. p. 139.
1908 Plasmodium praecox Wasielewski, Studien und Mikrophotogramme zur Kenntnis der pathogenen Protozoen. 2. Heft. Unters. über Blutschmarotzer. Leipzig 1908.

Diese oben zur Grundlage der Charakteristik der Familie und der ganzen Unterordnung gewählte Art ist weit verbreitet.

Fig. 896 A u. B. Proteosoma praecox. Agame Vermehrung der in wenige Sprößlinge zerfallenden Form. A Ausgewachsenes Individuum. B Teilung. (Nach Labbé aus Wasielewski.)

Fig. 896 A u. B.

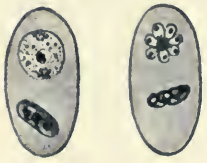


Fig. 897.

Fig. 897. Bewegliche Zygote (Ookinet) von Proteosoma praecox. (Aus Lühe nach Koch.)

Die kleinen amöboiden Sporozoiten wandeln sich, nachdem sie in die roten Blutkörper eingedrungen sind, in gelappte, oft dreieckige Formen mit einem runden bläschenförmigen Kern, mit allmählich deutlich werdendem Karyosom, um. Beim Heranwachsen lagert sich Pigment in ihrem ursprünglich wasserklaren Zellleib ab. (Danilewsky nannte die jungen Stadien „Pseudovacuolae".) Das Plasma selbst ist fein granuliert.

In seinem Körperplasma lagert der Parasit gelbliches, später braungelbes Pigment ab.

Bei der Schizogonie zerfällt Proteosoma praecox meist in 14, 16, 24 Sprößlinge; selten erreicht ihre Zahl bis 36. Zwei- bis dreifache Infektionen des gleichen Blutkörperchens sind nicht selten. Ja es wurden bis zu 10—12 Parasiten im Erythrocyten gefunden.

Beim Zerfall des Tieres in die Nachkommen bleibt das Pigment im Restkörper zurück. Die Dauer einer Vermehrungsperiode ist bei Proteosoma nicht mit der gleichen Sicherheit festgestellt wie bei den Malariaparasiten. Sie scheint 4—5 Tage zu betragen. Die zahlreichsten Teilungsstadien finden sich meist am 9.—14. Tag nach der Infektion.

Fig. 898 A—D. Proteosoma praecox aus dem Blut von Alauda arvensis (Feldlerche). A Junger Parasit mit zentralem Kern. B Mittelgroßer Agamet, welcher den Erythrocytenkern verdrängt hat; er ist zweikernig, die Kerne liegen exzentrisch. C Agamet mit Pigmentklumpen und zahlreichen Kernen; Erythrocyt kernlos. D Agamet in 18 Sprößlinge zerfallen, zwischen ihnen Pigmenthaufen, oben rechts der Erythrocytenkern. (Nach v. Wasielewski.)

Neben den geschilderten Formen sieht man einige Zeit nach der Infektion runde, birnförmige oder nierenförmige Stadien auftreten. Es sind dies die Gametocyten, deren Entwicklung schon oben (S. 884) geschildert wurde. Die Mikrogametocyten färben sich in Präparaten hell, haben wenig Reservesubstanz, enthalten reichlich dichtes, gelbbraunes Pigment; ihr Kern ist sehr groß und besitzt einen Binnenkörper.

Der Makrogametocyt ist oft $1^1/_2$mal so lang als das rote Blutkörperchen, sein Plasma färbt sich dunkel und ist reich an

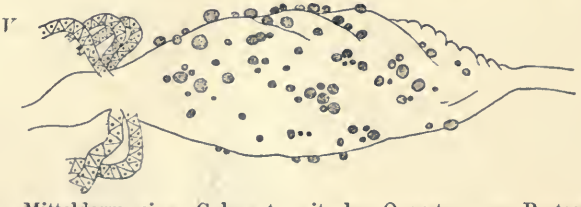



Fig. 899. Mitteldarm einer Culexart, mit den Oocysten von Proteosoma praecox besetzt. *V* Vasa Malpighii. (Aus Lühe nach Ross.)

Granulationen. Das Pigment ist in jungen Stadien gelbgrün, später braun. Der Kern ist nur $^1/_3$ so groß als der des Mikrogametocyten. Reifungsvorgänge sind an beiden Gametocyten bisher nicht beobachtet worden.

Nachdem im Darm der Mücke die Konjugation vollzogen ist, die bewegliche Zygote in das Darmepithel eingedrungen und sich encystiert hat, beginnt sie stark zu wachsen und die äußeren Darmschichten hoch über die Oberfläche des Darmes zu erheben. Da oft sehr zahlreiche Oocysten vorhanden sind, so bietet der Darm dann ein sehr auffallendes Bild (Fig. 899).

Die Uebertragung erfolgt, wie es oben S. 885) dargestellt wurde.

Die agame Vermehrung von Proteosoma verläuft im Blute einer großen Anzahl von Vögeln (Raubvögeln, Sperlingsvögeln, Tauben, Raben, angeblich in den Tropen auch bei Hühnern und Enten usw.).

Die Sporogonie geht in Mücken der Gattung Culex vor sich, und zwar spielen in den verschiedenen Gegenden der Erde die verschiedensten Arten der Gattung die Rolle des Ueberträgers.

In Europa ist es hauptsächlich Culex pipiens v. d. W. (Fig. 901), nach Koch auch C. nemorosus Meig. In Indien spielt C. fatigans (Wiedemann) die gleiche Rolle, in anderen Ländern sind es wohl andere Arten.

Nach Hartmann lassen die verschiedenen Stadien, vor allem Gametocyten und die Mikrogameten Doppelkernigkeit erkennen; entsprechendes gibt Sergent für die Sporozoiten an (?).

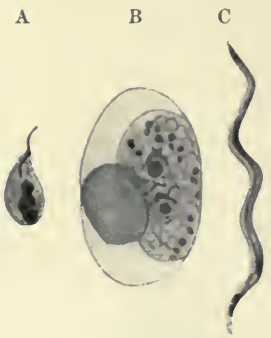



Fig. 900 A—C. Proteosoma praecox. A Junger Agamet mit Geißel. B Makrogametocyt mit Kern und Blepharoplast. C Mikrogamet mit Kern, Blepharoplast und undulierender Membran. (Nach Hartmann.)

In den roten Blutkörperchen der Vögel drängen die Schizonten den Kern ganz zur Seite, meist an einen Pol des länglichen Körperchens; sie zerstören das Hämoglobin und speichern es in Gestalt des Pigments auf. Die Blutkörperchen werden häufig deformiert, manchmal geht ihre elliptische Form ganz in eine kreisförmige über (Fig. 898 D).

Fig. 901. Culex pipiens v. d. W.

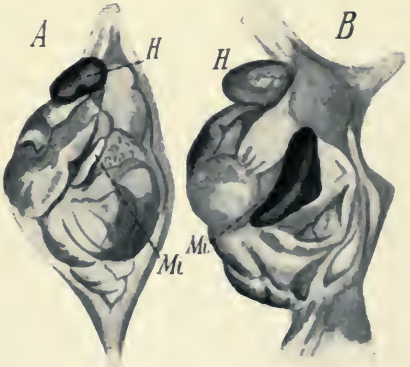



Fig. 902 A u. B. (A) Eingeweide eines gesunden, B eines an akuter Proteosomose gestorbenen Kanarienvogelweibchens. *Mi* Milz, welche beim kranken Tier schwarz und sehr stark vergrößert ist. *H* Herz, welches beim kranken Tier durch die verdickte Leber aus seiner normalen Lage gedrängt ist. (Nach Wasielewski.)

Die Schizogonie kann sowohl im fließenden Blut, als auch besonders häufig in den blutbereitenden Organen, vor allem der Milz,

vor sich gehen. Man findet den Schmarotzer dort auch in den jungen Erythro- und Leukoblasten.

Die geschlechtliche Generation gedeiht am besten zwischen 24° und 30°. Unter 16° findet gar keine Entwicklung statt. Die Mikrogametenbildung dauert im Magen von Culex bei ca. 27° $^1/_2$—$^3/_4$ Stunde, die Kopulation $^1/_2$—1 Stunde, die Ookinetenbildung 10—12 Stunden, die Cystenbildung ca. 30 Stunden, die Sporozoitenbildung 6—7 Tage, das Ueberwandern in die Speicheldrüsen 9—11 Tage. Ca. 10 bis 11 Tage, selten 7, nach dem Saugen kann die Mücke neu infizieren. Alle Prozesse werden bei sinkender Temperatur sehr verlangsamt.

Am Magen des Culex sitzen oft Hunderte von Oocysten, welche in verschiedenen Stadien des Wachstums sich befinden können (vgl. Fig. 899 und 903).

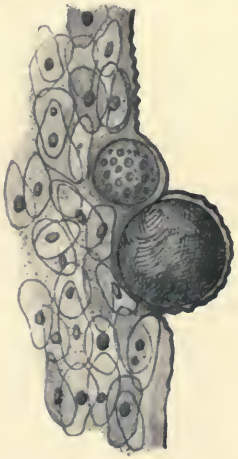


Fig. 903. Oocyste von Proteosoma praecox, am Darm von Stegomyia fasciata gezüchtet, mit zahlreichen Sporozoiten. (Nach Neumann.)

Die Sporozoiten findet man später hauptsächlich in dem Mittellappen der Speicheldrüsen; in demselben bleiben sie sehr lange am Leben, sicher länger als 45 Tage (Ruge).

Die Einwirkung des Parasiten auf den Vogel ist eine ziemlich intensive; denn die Blutkörperchen verlieren ihr Hämoglobin, der Kern wird verdrängt und degeneriert, und schließlich geht die ganze Blutzelle zugrunde. Das hat eine bedeutende Anämie des Vogels zur Folge, und offenbar treten auch Vergiftungserscheinungen des Organismus auf. Wir sehen den Vogel regelrechten Malariaanfällen ausgesetzt. Die Temperatur erfährt eine Steigerung von 1—1,5°. Die Vögel werden dann still und fressen nicht; das Gefieder sträubt sich, und sie blasen sich auf. Nicht selten ist die Infektion tödlich. Nach Prowazek sollen in Sumatra bei Hühnern und Enten tödliche Proteosomaepidemien vorkommen.

Von pathologisch-anatomischen Veränderungen sind Vergrößerung und Schwärzung von Milz und Leber, auch Verfärbung des Knochenmarks hervorzuheben.

Man kann einen akuten und einen chronischen Teil der Erkrankung bei Vogelmalaria unterscheiden. Im ersteren sind die Vögel am meisten gefährdet. Erwerbung von Immunität konnte bisher nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden, liegt aber wohl bis zu einem gewissen Grad in der chronischen Krankheitsphase vor.

Der Parasit scheint kosmopolitisch zu sein; er wurde in Europa (Deutschland, Frankreich, England, Rußland, Italien usw.), Amerika, Asien, Afrika gefunden.

Nach Versuchen von Neumann gelingt es auch, die Culicide Stegomyia fasciata (den Ueberträger des gelben Fiebers) mit Proteosoma praecox zu infizieren. Aber es gehen dann viel weniger Cysten an als bei Culex, auch sind alle Entwicklungsprozesse sehr verlangsamt. Doch sind alle Vorgänge normal, und es gelingt auch die Neuinfektion der Vögel.

Wir hoben schon oben hervor, daß es außer Proteosoma praecox wahrscheinlich eine weitere Anzahl von Parasiten der gleichen Gat-

tung bei Vögeln gibt. Eine solche ist vielleicht Pr. Vaughani Novy u. McNeal aus Marula migratoria, welche nur 4 Merozoiten bildet und den Erythrocyten nicht zur Seite drängt. Viele andere Namen, welche in der Literatur existieren, lassen sich nicht auf bestimmte Formen beziehen. Ob besondere Rassen sich nach den Wirten differenzieren lassen, ist nicht genauer untersucht.

## Gattung: **Plasmodium** Marchiafava und Celli.

1885 Plasmodium Marchiafava e Celli, in: Annali di Agricoltura.
1890 Syn. Laverania + Haemamoeba Grassi e Feletti, in: Riforma medica.
1894 Haemamoeba Labbé, in: Arch. Zool. expér. Sér. 3. Vol. 2.
1900 Literatur bei: Grassi, Studi di un zoologo sulla malaria. In: R. Accad. de Lincei, Roma, Mem. della Classe di Scienze fisiche etc. Ser. 5. Vol. 3 (Anno 296).
1901 Deutsch: Studien eines Zoologen über die Malaria. 2. Aufl. Jena.

Ich gebe hier nicht die ganze Synonymie, da die älteren Bezeichnungen zum Teil gar keine wissenschaftliche Bedeutung haben.

Die Gattung Plasmodium ist bekannt und berüchtigt dadurch, daß ihre Arten die verschiedenen Formen der menschlichen Malaria, des Wechsel- oder Sumpffiebers hervorrufen. Erst in den letzten 30 Jahren ist die Natur dieser Parasiten erkannt worden, aber schon jetzt kennen wir ziemlich genau die Einzelheiten des gesamten Zeugungskreises, wenn auch noch manches zu erforschen bleibt. Wir werden die am genauesten bekannte Form in nachfolgendem als Typus der Gattung unserer Beschreibung zugrunde legen. Es ist jedoch vorher in Kürze eine Frage zu erörtern: haben wir in den drei allgemein anerkannten Formen, welche beim Menschen vorkommen, drei verschiedene Varietäten einer Art, drei verschiedene Arten oder gar Angehörige verschiedener Gattungen vor uns? Nach meiner Ansicht ist das letztere ganz ausgeschlossen, die Entscheidung zwischen den zwei ersten Möglichkeiten jedoch vorläufig noch der Willkür des einzelnen überlassen. Ganz theoretisch gefaßt, ist das Problem wohl so zu formulieren: Wir haben es mit drei wahrscheinlich konstanten Formen zu tun, welche als Parasiten im Wirtswechsel zwischen zwei Organismen: dem Menschen und den Angehörigen einer Mückengattung leben. Da beide Wirte für alle drei Formen die gleichen sind, zudem die Formen offenbar aufs engste verwandt, nach den Anschauungen der Deszendenztheorie also auseinander hervorgegangen sind, so ist mehr oder weniger ins Belieben des einzelnen gestellt, ob man sie Arten oder Rassen nennen will, ehe nicht der Entwicklungskreis in allen Einzelheiten bekannt ist, und ehe nicht durch Experimente eine gewisse Sicherheit über die Konstanz der Formen gewonnen ist.

Aus praktischen Gründen ist es jedoch vorläufig ratsam, die drei Formen als getrennte Arten zu behandeln.

Das gleiche gilt für die in immer größerer Zahl bekannt werdenden Plasmodien aus anderen Tieren, besonders Affen. Es ist im gegenwärtigen Augenblick durchaus noch nicht mit Bestimmtheit zu sagen, ob es sich um selbständige Arten handelt und ob sie den Parasiten des Menschen gegenüber scharf abgegrenzt sind.

Manche Autoren betrachten den Parasiten des Tropenfiebers wegen der Halbmondform seiner Gametocyten als Vertreter einer

besonderen Gattung Laverania. Eine solche Annahme hat den Vorteil, daß sie die Nomenklatur erleichtert.

Die Nomenklatur der Parasiten der menschlichen Malaria ist in einem so verworrenen Zustand, daß die vulgären Bezeichnungen eine sicherere Unterscheidung zulassen, als die wissenschaftlichen Namen. Ich setze daher den Vulgärnamen voraus und füge dann die meist angewandten wissenschaftlichen Bezeichnungen hinzu.

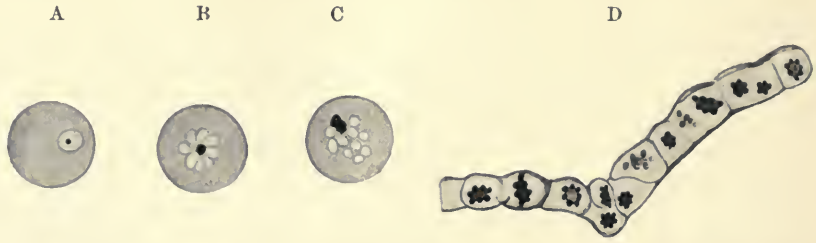



Fig. 904 A—D. Agame Vermehrung des Tropicaparasiten (Laverania malariae). A—C Nach dem frischen Präparat. D Schnitt durch eine Gehirnkapillare mit zahlreichen Teilungsstadien der nicht-pigmentierten Form (gefärbtes Präparat). (Nach Mannaberg.)

## 1. Tropicaparasit.

**Laverania malariae** Grassi und Feletti.
**Plasmodium praecox** Grassi und Feletti em.
**Plasmodium falciparum** Welch.

1890 Haemamoeba malariae praecox + H. malariae immaculatum Grassi und Feletti, in: Atti Accad. Catania. Ser. 4. Vol. 5. p. 10.
1890 Laverania malariae (p. p.?) Grassi und Feletti. In: Riforma medica.
1897 Plasmodium falciparum Welch.

Der Tropicaparasit ist von den drei Arten die kleinste, er erreicht im ausgewachsenen Zustand nur einen Durchmesser von 5 μ. Es ist

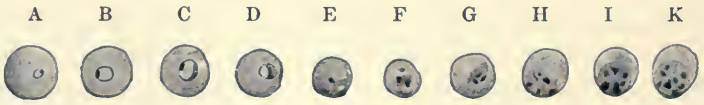



Fig. 905 A—K. Agame Vermehrung des Tropicaparasiten (Laverania malariae). A Kleiner, B mittlerer, C und D großer „Tropenring". E—K Heranwachsen des Agameten und Kernvermehrung. Vergr. 700. (Nach Ruge.)

besonders bemerkenswert, daß er nur in geringer Menge im peripheren Blut auftritt; man findet ihn besonders im Blut innerer Organe.

Die frisch eingedrungenen Sporozoiten sind sehr klein und wachsen nur bis zu $^2/_3$ der Größe des roten Blutkörperchens heran. Eine große Vakuole im Innern gibt im gefärbten Präparat dem Parasiten in der Regel ein ringförmiges Aussehen; der Kern ist dann ganz in der Peripherie gelegen (Fig. 906 A, 907 a u. b). Die Wandung des Ringes ist oft sehr dünn und zart. Meist ist eine Seite dicker als die andere. In der schmäleren Hälfte pflegt der Kern zu liegen. Daher bekommen die Parasiten in gefärbten Präparaten ein Aussehen, welches vielfach als Siegelringform bezeichnet wird (Fig. 906 A). Diese kleinen und noch die mittelgroßen Ringstadien sind durch ihre ge-

ringen Ausmaße von den Ringbildungen des Tertiana- und Quartanaparasiten gut zu unterscheiden.

Die jungen Keime sind im Blutkörperchen von geringer amöboider Beweglichkeit; das Pigment ist in Körnchen von mäßiger und sehr großer Feinheit vorwiegend in den peripheren Regionen des

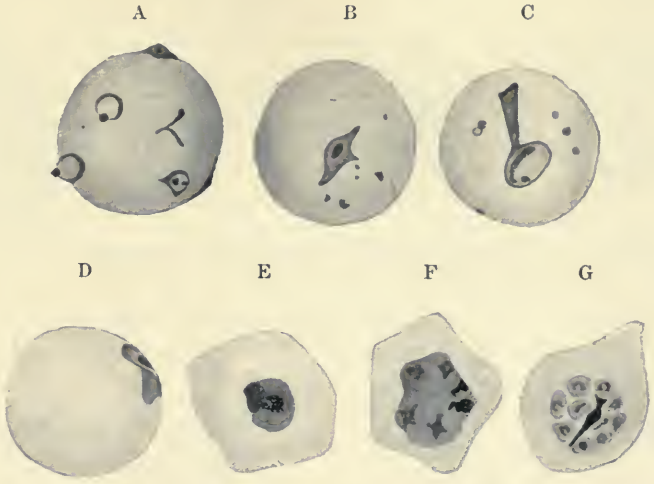



Fig. 906 A—G. Bilder des Tropicaparasiten aus Ausstrichpräparaten. Vergr. 2200. A Mehrfachinfektion eines roten Blutkörperchens: Siegelringformen und außen auf dem Blutkörperchen sitzende Parasiten zeigend. B—D Wachsende Parasiten in verschiedenen Formen; B und C zeigt neben dem Parasiten die „Maurersche Fleckung". F Vielkerniges, herangewachsenes Individuum. G Agamer Zerfall in Sprößlinge, in E—G ist das Pigment deutlich sichtbar. (Original nach Präparaten von Prof. R. May.)

jungen Parasiten angeordnet. Später hat es die Tendenz, sich in einer zentralen Masse anzusammeln. Doch kann bei starker Vermehrung die Pigmentbildung auch unterbleiben. Diese Formen werden von manchen als besondere Varietät betrachtet (Fig. 909).

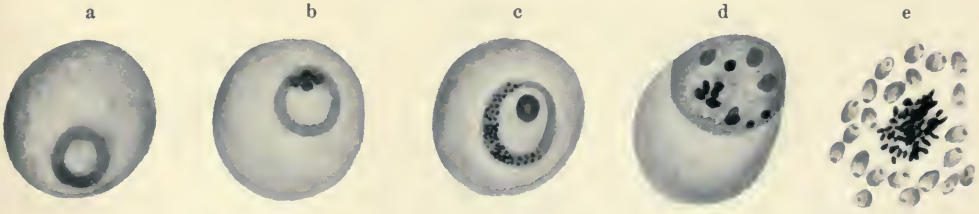



Fig. 907 a—e. Schizogonie des Tropicaparasiten. a—c Wachsende Siegelringformen. d Vielkerniges Stadium. e Zerfall in Merozoiten. Vergr. 2200. (Nach Ruge.)

Die Infektion eines Blutkörpers mit mehreren (bis 5) Parasiten ist bei Tropicaparasiten nicht selten (Fig. 906 A). Auf solche Mehrfachinfektionen sind jedenfalls auch Verschmelzungen zurückzuführen, die von manchen Autoren (Craig) beobachtet und als Konjugation gedeutet wurden, jedenfalls aber Plasmogamie sind. Während des Wachstums des Parasiten werden die Blutkörperchen eher kleiner

als größer und zeigen Neigung zum Schrumpfen. Sie sind nie vergrößert und abgeblaßt.

Bei der agamen Vermehrung (Schizogonie) zerfällt der erwachsene Parasit, welcher dann etwa $^2/_3$ des roten Blutkörperchens ausfüllt, in

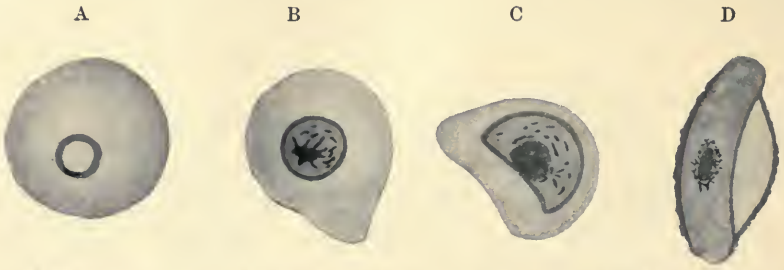



Fig. 908 A—D. Entwicklung der Gametocyten beim Tropicaparasiten. Vergr. 2200. A, B Junge Gameten. C, D Halbmonde. (Original nach Präparaten von Prof. M. May.)

wenig zahlreiche, kleine Teilprodukte; es sind deren 7, 10, 12, selten 15—16, ausnahmsweise bis 25. Sie haben je einen Durchmesser von etwa 1—1,5 μ (Fig. 905, 907 c, 906 G). Vor der Teilung sammelt sich

Fig. 909.

Fig. 910.

Fig. 909. Tropicaparasit (Laverania malariae), ein erwachsenes Individuum der pigmentlosen Form. (Nach Mannaberg.)

Fig. 910a—e. Gametocyten des Tropicaparasiten (Laverania malariae). a—d Halbmonde. e Abrundung derselben zur Sphäre bei der Reifung; oben hängt noch der Rest des Blutkörperchens an. (Nach Labbé aus Wasielewski.)

das ganze Pigment in einem einheitlichen Klumpen in der Mitte des Körpers an.

Die Entwicklungsdauer der Schizogonie des Tropicaparasiten festzustellen, ist noch nicht definitiv gelungen, und zwar aus einem

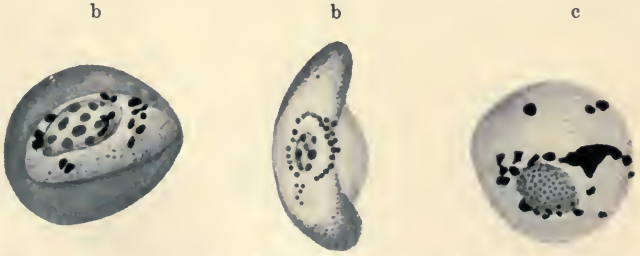



Fig. 911 a—c. Gametocyten des Tropicaparasiten. a Heranwachsender Gametocyt. b Makrogamet in Halbmondform. c Makrogamet in Sphärenform. Vergr. 2200. (Nach Ruge.)

besonderen Grunde. Es geht nämlich die Schizogonie bei ihm in der Regel nicht im peripheren Blut, sondern in den inneren Organen, besonders in den Kapillaren der Milz, des Gehirns und Knochenmarks, vor sich. Es ist daher die Entwicklung viel schwieriger zu kontrollieren als bei den anderen Arten. Jedenfalls scheint die Entwicklungsdauer bei weitem nicht so gesetzmäßig zu verlaufen, wie bei den beiden anderen

Arten. Die meisten Beobachtungen sprechen für eine Dauer von 48 Stunden, andere für eine solche von nur 24 Stunden, doch ist auch die Annahme einer solchen von 72 Stunden nicht absolut auszuschließen. Die neueren Erfahrungen deuten immer mehr auf eine Dauer von ca. 48 Stunden. Manche Autoren glauben auch das Vorkommen von zwei Arten mit verschiedener Entwicklungsdauer annehmen zu dürfen.

Bemerkenswert ist, daß die agame Vermehrung in den Tropen sich noch ausschließlicher in den inneren Organen vollzieht, als in den gemäßigten Klimaten. Maurer hat beobachtet, daß die roten Blutkörperchen, und zwar sowohl infizierte als nicht-infizierte, bei Tropica nicht selten eine eigenartige ziemlich grobe und unregelmäßige Fleckung aufweisen können. Diese sog. Maurersche Fleckung oder Körnelung ist aber durchaus nicht so konstant wie die feine, gleichmäßige Schüffnersche Tüpfelung bei Tertiana (vgl. Fig. 906 mit Fig. 925 S. 913).

Hat die agame Vermehrung eine Zeitlang ihren Fortgang genommen, so treten die Gametocyten auf. Gerade beim Tropica-

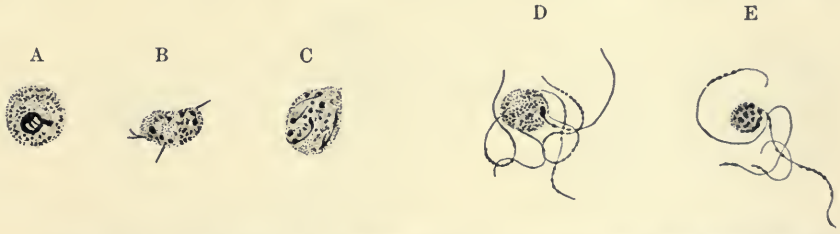



Fig. 912 A—E. Entstehung der Mikrogameten bei dem Tropicaparasiten (Laverania malariae) in Blut, welches aus dem Magen eines Anopheles entnommen wurde, $1^1/_2$ Stunden, nachdem dieser Halbmonde enthaltendes Blut gesogen hatte. A Abgerundeter Mikrogametocyt (Sphäre). B Kernvermehrung. C Die entstandenen Tochterkerne beginnen sich zu strecken. D und E Reife Mikrogametocyten mit sich loslösenden Mikrogameten (sogenannter „Polymitus"). (Nach Bastianelli und Bignami aus Lühe.)

parasiten sind sie schon früh bemerkt worden und haben zu den mannigfaltigsten Deutungen Anlaß gegeben. Meist wurden sie für Degenerationsprodukte gehalten.

Sie nehmen schon frühzeitig eine charakteristische, von den zur Schizogonie schreitenden Individuen abweichende Form an. Sie sind nämlich bohnen- oder halbmondförmig. Es sind dies die „Halbmonde", welche in der Malarialiteratur vor 1898 eine große Rolle spielen (Fig. 908 D, 910 u. 911). Sie werden $1^1/_2$mal so lang und halb so breit wie die roten Blutkörperchen.

Aus diesen Halbmonden, welche bemerkenswerterweise besonders im Blut des Knochenmarks des Menschen entstehen, werden sowohl die Makro- als auch die Mikrogametocyten gebildet. Im peripheren Blut sind Halbmonde stets nur selten zu finden. Im Knochenmark kann übrigens zur gleichen Zeit, während die Gametocyten sich ausbilden, auch die Schizogonie ihren Fortgang nehmen. Es sind also vorwiegend innere, im Parasiten selbst gelegene Gründe, welche diese Erscheinung veranlassen. In den Halbmonden ist das Pigment hauptsächlich um den Kern herum angeordnet; es ist gerade bei dem Tropicaparasiten in den Gametocyten im Gegensatz zu den agamen Stadien ganz besonders grobkörnig und dunkel. Die Makrogameto-

cyten (Fig. 911 b) sind im allgemeinen lang und schmal, die Mikrogametocyten kurz und breit (Fig. 916 a).

Oft noch im Blut des Menschen teilt sich bei den Mikrogametocyten der Kern mehrfach. Sind die Blutkörperchen mit den Mikro-

Fig. 913 a u. B. Bildung der Mikrogameten beim Tropicaparasiten, Vergr. 2200. (Nach Qualch u. Thayer.)

gametocyten in den Darm einer Anopheles-Art gelangt, so runden sich die Halbmonde zu Sphären ab (Fig. 910 e, 916 b) und fallen aus den Blutkörperchen heraus, in die von der Schnake aufgesaugte Blutflüssigkeit. Es werden nur wenige, 4, 6 bis 7 Kerne gebildet, welche

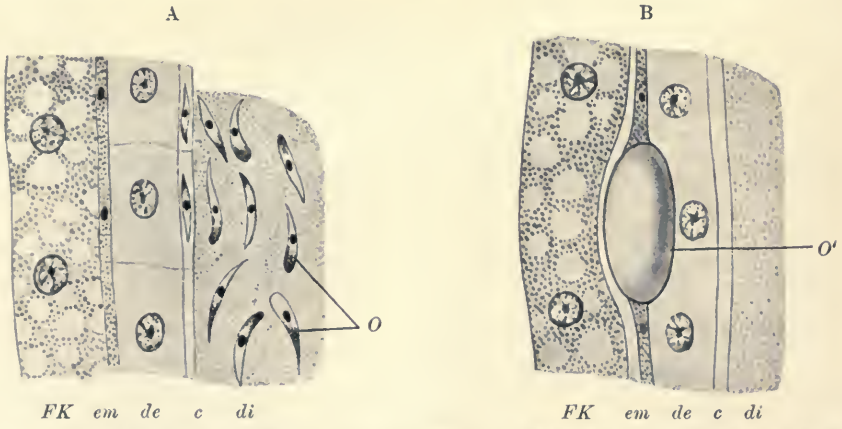



Fig. 914 A u. B. Teile von Schnitten durch den Magen von Anopheles mit Stadien des Tropicaparasiten (Laverania malariae). A Einige Stunden, B wenige Tage nach der Aufnahme der Halbmonde durch den Anopheles. In Fig. A sind die meisten Ooeysten (Ookineten) noch im Darm, sie sind beweglich, zwei von ihnen sind schon in die Cuticula des Darmepithels eingedrungen. In Fig. B ist nur eine einzige, schon etwas herangewachsene Oocyste in der Darmwand dargestellt. *c* Cuticula des Darmepithels, *de*, *di* Darminhalt. *FK* Fettkörper, von außen dem Darm dicht anliegend. *em* Tunica elasticomuscularis. *O* Bewegliche Ooeysten (Ookineten). *O'* Heranwachsende Oocyste. (Kombiniert nach Grassi.)

sich an die Oberfläche begeben und sich dort mit einer sehr geringen Protoplasmahülle umgeben (Fig. 912 B u. C). Sie strecken sich samt derselben sehr stark in die Länge und werden zu fadenförmigen, beweglichen Mikrogameten. Die Mikrogameten lösen sich von dem relativ großen Restkörper ab, welcher, das Pigment enthaltend,

zurückbleibt, und schwimmen lebhaft in der Umgebung umher, ohne jedoch Geißeln zu besitzen (Fig. 912 E u. D u. 913).

Mittlerweile haben auch die Makrogametocyten im Darm des Anopheles sich abgerundet, sind aus den Blutkörperchen herausgefallen und gereift.

Nunmehr bildet sich — wie bei der Befruchtung des Metazoeneies und der Coccidien — ein Empfängnishügel. Durch diesen dringt ein einziger der zahlreichen Mikrogameten, welche den Makrogameten umschwärmen, in das Innere des letzteren; indem die Kernsubstanzen beider verschmelzen, erfolgt die Befruchtung.

Wie die Umwandlung der Halbmondstadien in Sphären auf die Flüssigkeitsaufnahme, so wird von Schaudinn unter anderen das Eintreten der Befruchtung im Darm der Mücke auf den Reiz zurückgeführt, welchen die Abkühlung des Blutes beim Uebertritt aus den Gefäßen eines Warmblüters in den viel kühleren Darm des Insektes ausüben muß.

Fig. 915.

a

Fig. 916.

b

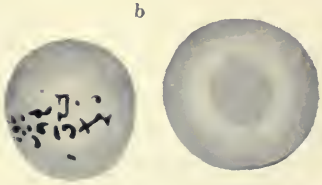


Fig. 915. Ookinet des Tropicaparasiten (Laverania malariae) nach dem Eindringen in die Darmwand von Anopheles, 40—48 Stunden nach der Infektion der Mücke. (Nach Grassi, Bignami und Bastianelli aus Lühe.)

Fig. 916 a u. b. Mikrogametocyten des Tropicaparasiten. a Halbmondförmiger Mikrogametocyt im Rest des Blutkörperchens. b Ein solcher, abgerundet zur Sphäre, neben ihm ein rotes Blutkörperchen bei gleicher Vergrößerung. Vergr. 2200. (Nach Ruge.)

Die befruchtete Oocyste bleibt — im Gegensatz zu den Coccidien — zunächst nackt, verändert ihre Form, indem sie lang-spindelförmig wird (Fig. 914 A), und zudem wird sie beweglich.

Dieses Gebilde ist mit verschiedenen Namen belegt worden (Vermiculus, Würmchen, Ookinet). Es erreicht eine Länge bis zu höchstens 20 μ. Am einen Ende ist es gewöhnlich dicker und mit einer Spitze versehen, während das dünnere Ende abgestumpft ist.

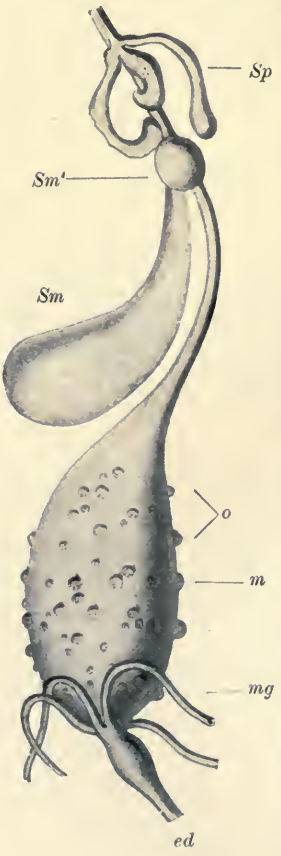
In der Magenflüssigkeit des Anopheles, dem in der Verdauung begriffenen menschlichen Blut, sieht man zahlreiche dieser Oocysten sich bewegen (Fig. 914 A); man sieht sie sich krümmen und strecken und Drehbewegungen ausführen.

Sie bohren sich sehr bald in das Darmepithel ein, in welchem sie aber nur kurz verweilen. Nachdem sie es verlassen haben, liegen sie zwischen dem Darmepithel und einer Darmschicht, welche sehr elastisch ist und je nach dem Füllungszustand des Darms ihr Volumen verändert; dieselbe führt nach ihrer histologischen Beschaffenheit den Namen Tunica elastico-muscularis (Fig. 914 A u. B *em*). Hier beginnt alsbald die Oocyste sehr stark zu wachsen (Fig. 914 B, *O'*); der Kern vermehrt sich stark. Die in der Darmwand steckende Oocyste be-

ginnt bald vorzuragen, indem sie dabei die Elastico-muscularis mit sich vorwölbt.

Nach Grassi bildet auch die Oocyste keine besondere Cystenhülle, sondern der Wirt bildet mit seiner Elastico-muscularis eine solche um ihn (Fig. 914 B u. 919).

Die ursprünglich nur wie ein Buckel vorgewölbten Oocysten ragen schließlich als gestielte Kugeln in die Leibeshöhle vor, indem sie den Fettkörper (Fig. 914 B, *FK*) und schließlich selbst das Ovarium etwas zur Seite drängen können.




Während die Oocysten anfangs noch oval waren (Fig. 914 B, *O'*), werden sie schließlich kugelig. Dabei steigt ihr Durchmesser von 4:5 μ auf 30, selbst 60 und ganz selten 70 bis 90 μ.

Die Oocysten zeigen während der ganzen Entwicklung deutliches Pigment in ihrem Plasma.

Man findet sie nicht überall auf dem Darm der Mücke, sondern fast ausschließlich auf dem erweiterten Teil des Mitteldarms, dem sogenannten Magen, und zwar besonders im hinteren Drittel dieses Organs, in dem sich bei der Verdauung infolge der Haltung der Mücke die schwereren Bestandteile des Blutes angesammelt hatten. Hier gibt es aber oft eine große Anzahl, bis zu 200, ja 500, welche eine sehr verschiedene Größe haben können, offenbar je nach ihrem Ernährungszustand, und außerdem, weil sie ja von verschiedenen Infektionen der Mücke herrühren können (Fig. 917). Ferner schwankt jä die Zeit, welche nach dem Blutsaugen bis zum Eintritt der Befruchtungserscheinungen bei den einzelnen Gameten vergeht, innerhalb ziemlich weiter Grenzen.

Fig. 917. Darm von Anopheles, dessen Magen mit zahlreichen Oocysten des Tropicaparasiten (Laverania malariae) bedeckt ist (von der linken Seite gesehen). *ed* Enddarm. *o* Oocysten von Plasmodium. *m* Magen (erweiterter Teil des Mitteldarms). *mg* Malpighische Gefäße. *Sm* ventrale (Haupt-)Saugblase. *Sm'* die linke der lateralen, akzessorischen Saugblasen. *Sp* linke Speicheldrüse mit ihren 3 Schläuchen. (Kombiniert nach Ross und Grassi.)

Die Kerne, deren es während des Wachstums der Oocyste immer mehr geworden sind, haben sich durch einfache oder multiple Amitose (?) vermehrt (Fig. 918 A). Dieselben sind in allen Teilen des Protoplasmas zerstreut. Ist die Teilung bis zu einem gewissen Grade weitergegangen, so wird der Zahl der Kerne entsprechend auch das Plasma in Portionen zerklüftet; und zwar geschieht dies in der Weise, daß Lücken in dem vorher einheitlichen Protoplasma der Oocyste auftreten.

Wenn diese Auffassung richtig ist, so haben wir also darin einen weiteren Schritt in der Entwicklung der Oocyste zu erblicken, und

zwar einen, welcher der Sporoblastenbildung bei den Coccidien entspricht; nur daß bei den Hämosporidien die Sporoblasten sich weniger vollständig voneinander trennen. Bei dem Tropicaparasiten sind sie nach Grassi noch durch Protoplasmabrücken verbunden. Auch tritt in der Folge keine Sporenbildung ein, welche diese Proto-

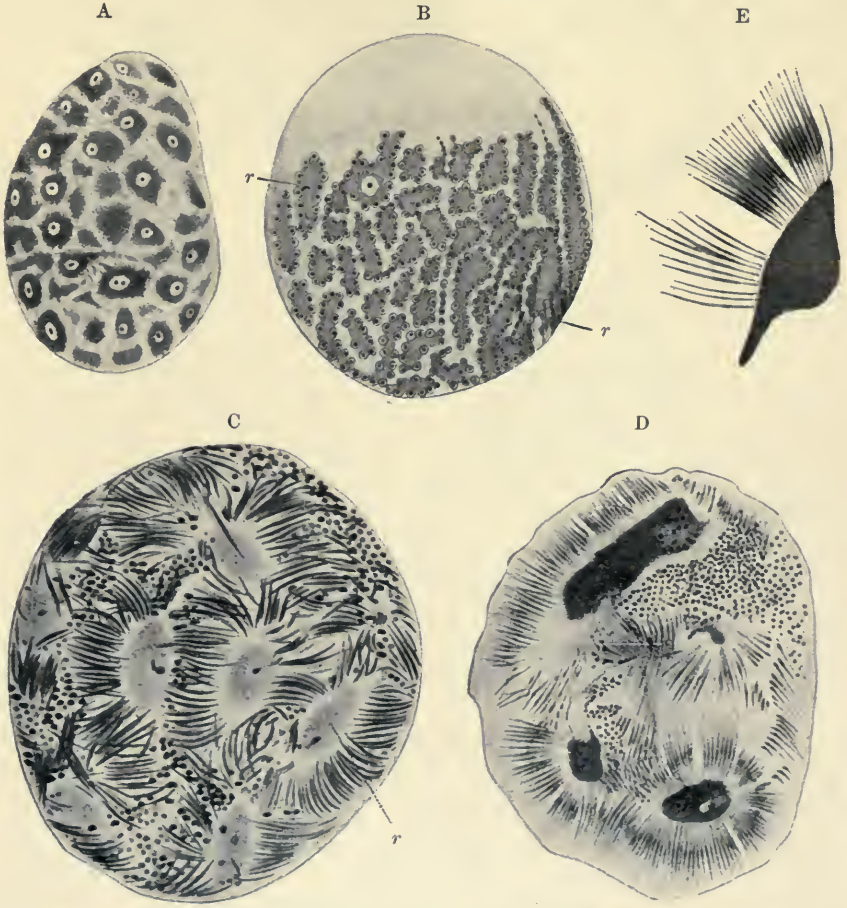



Fig. 918 A—E. Bildung der Sporozoiten in der Oocyste des Tropicaparasiten (Laverania malariae). A Entstehung zahlreicher Kerne, Zerfall des Plasmas in zahlreiche, Sporoblasten entsprechende Klumpen (Beginn des 5. Tages nach der Infektion der Mücke). B Sonderung der Sporozoitenplasmen und Kerne an der Oberfläche der Sporoblasten (6. Tag nach der Infektion der Mücke). C und D Reife Sporozoiten in den Oocysten, um die Restkörper angeordnet; die Sporozoiten sind teils längs, teils quer getroffen (7.—8. Tag nach der Infektion der Mücke). E Einzelner Restkörper mit den anhaftenden Sporozoiten. *r* Restkörper. (Nach Grassi.)

plasmaportionen scharf voneinander abgrenzte, wie dies bei der Mehrzahl der Coccidien der Fall ist. Von diesen Plasmaportionen enthält übrigens eine das Pigment, welches sich während der ganzen Entwicklung aus der Wachstumsperiode des Makrogameten erhalten hat (Fig. 918 A). [Schaudinn deutet die geschilderten und in Fig. 918 A und B abgebildeten Bilder anders; er nimmt an, daß die zahlreichen

Plasmainseln auf den Durchschnitten entstehen, indem der einheitliche, wurstförmige, aufgeknäuelte Körper der Oocyste in zahlreichen Querschnitten getroffen sei (?).]

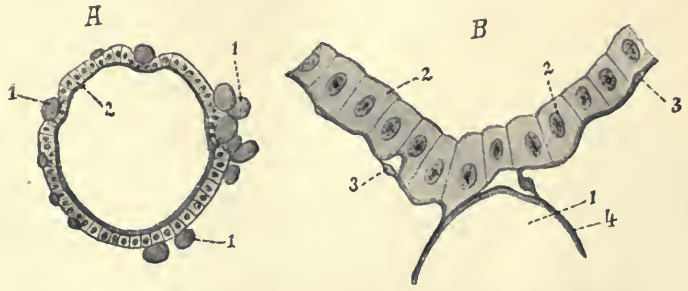



Fig. 919 A u. B. A Querschnitt durch den Darm von Anopheles. B Teil eines solchen, um das Verhalten der Plasmodiumcyste auf spätcren Stadien zur Darmwandung zu zeigen. *1* Parasit. *2* Darmepithel. *3* Tunica elastico-muscularis des Darms, welche sich in *4* die Hülle des Parasiten fortsetzt. (Nach Grassi aus Lang.)

Wie bei den Coccidien, beginnt hierauf die Bildung der Sporozoiten. In jeder der ursprünglich einkernigen Plasmaportionen beginnt der Kern durch einfache oder multiple Amitose (?) sich weiter zu vermehren. Die Zahl der so entstehenden Kerne ist eine sehr große. Sie begeben sich an die Oberfläche ihrer Plasmaportionen, wo dann die sehr kleinen Kerne sich in dichten Mengen anhäufen. Um jeden gliedert sich wiederum eine kleine Plasmaportion ab, welche zunächst kugelig ist und wie eine kleine Knospe mit ihrem Kern über die größere zentrale Masse der „Sporoblasten“ vorragt (Fig. 918 B).

Fig. 920. Freie reife Sporozoiten des Tropicaparasiten (Laverania malariae). (Nach Grassi, Bastianelli und Bignami aus Lühe.)

Diese kleinen Knospen beginnen dann in die Länge zu wachsen, bis sie zu lang-fadenförmigen Gebilden werden. Es sind dies die Sporozoiten, welche um die Restkörper in langen Reihen und Bündeln angeordnet sind, indem sie in der Längsrichtung alle an-

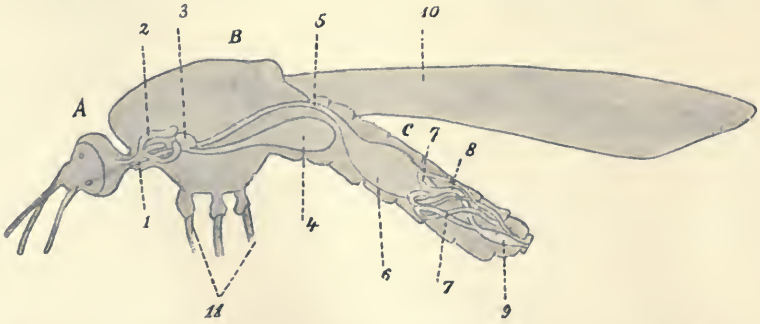



Fig. 921. Schematischer Längsschnitt durch Anopheles, um die Lage der Eingeweide zu zeigen. *A* Kopf. *B* Thorax. *C* Abdomen. *1* Oesophagus. *2* Speicheldrüse der linken Seite. *3* akzessorische linke Saugblase. *4* ventrale Hauptsaugblase. *5* Eingangskanal des Magens. *6* erweiterter Teil des Mitteldarms (Magen). *7* Malpighische Gefäße. *8* Enddarm. *9* Rectum. *10* Flügel. *11* Beine. (Nach Grassi aus Lang.)

nähernd einander parallel sind (Fig. 918 C u. D). Sie haften zunächst noch an den Restkörpern, welche aus dem ganzen großen zentralen Teil der Sporoblasten bestehen (Fig. 918 E). Anfangs ist ihr Kern noch rundlich, aber wie sie sich immer mehr strecken und verdünnen, so nimmt auch ihr Kern, welcher ungefähr genau in der Mitte liegt, schließlich eine schmale, langgestreckte Form an. Sie erreichen eine Länge von etwa 14 μ, eine Dicke von 1 μ. Sie haben ein dichtes, homogenes, stark lichtbrechendes Plasma (Fig. 918 E und Fig. 920).

Wie dies bei Sporulationsprozessen die Regel ist, entwickeln sich und reifen alle Sporozoiten zu gleicher Zeit.

In einer einzigen Oocyste können nach Grassi bis gegen 10000 Sporozoiten entstehen; doch hängt die Zahl von mancherlei Umständen ab, vor allem von der Größe, welche die Oocyste erreicht hat; manchmal konnten sogar nur einige hundert nachgewiesen werden.

Ist die Reifung eine vollständige, so platzt die Oocyste in der Richtung gegen die Leibeshöhle des Anopheles und entleert ihre ganzen Sporozoiten in die Flüssigkeit der Leibeshöhle, die Blutflüssigkeit des Insekts (vgl. Fig. 921).

Es wird vermutet, daß die Quellung der Restkörper das Platzen der Cyste herbeiführt.

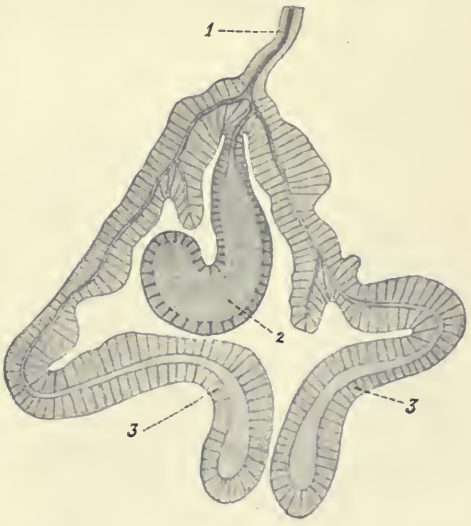



Fig. 922. Eine der beiden Speicheldrüsen von Anopheles. *1* Ausführungsgang. *2* mittlerer Drüsenschlauch. *3* paarige Drüsenschläuche. (Nach Grassi aus Lang.)

Die Sporozoiten sind in ähnlicher Weise wie die Mikrogameten beweglich: sie schlängeln sich und vermögen sich zu krümmen.

Mit dem Blutstrom werden sie in alle Teile der Leibeshöhle des Anopheles getragen; sie sammeln sich aber schließlich alle, wahrscheinlich einem chemotaktischen Zwang folgend, in den Speicheldrüsen an. Die Sporozoiten bleiben dort in Ruhe liegen, nachdem sie in die Speichelzellen gelangt sind, in deren Sekretklumpen sie eingebettet sind; man findet sie aber auch in dem in die Speichelgänge entleerten Sekret (Fig. 922, 923 u. 924).

Wenn nun ein Anopheles einen Menschen sticht, so gelangen die Sporozoiten in dessen Blut und dringen dort wahrscheinlich sofort wieder in die roten Blutkörperchen. Es beginnt dann der Entwicklungszyklus von neuem.

Der ganze Zyklus im Körper des Anopheles dauert bei dem Tropicaparasiten bei dem Temperaturoptimum von etwa 28—30° C ungefähr 8 Tage. Der Tropicaparasit (Laverania malariae) ist in den ganzen Tropen weit verbreitet, ebenso in den Subtropen und den wärmeren Gegenden der gemäßigten Zone. Doch gehört zu der Entwicklung im Körper des Anopheles eine Temperatur von mindestens

18° C. Denn bei 17° erzeugen die Mikrogametocyten im Anophelesdarm keine Mikrogameten mehr.

Daher werden in der gemäßigten Zone eingeschleppte Fälle nicht zu Endemien.

Es scheint jetzt ziemlich sicher zu sein, daß die oft getrennt beschriebenen Formen, welche wir hier zusammengefaßt haben, einer Art angehören, daß Pigmentlosigkeit in den Stadien der Schizogonie nur durch rapide Vermehrung bedingt ist, daß die Ringformen mit der Vakuole sich bei der Bewegung genau so verhalten, wie die mehr amöboid geformten Individuen usw. Doch ist es nicht ausgeschlossen, daß sich Unterscheidungen werden nachweisen lassen, die man früher nicht vermutete. Manche Autoren wollen in der Zahl der Sprößlinge

Fig. 923.

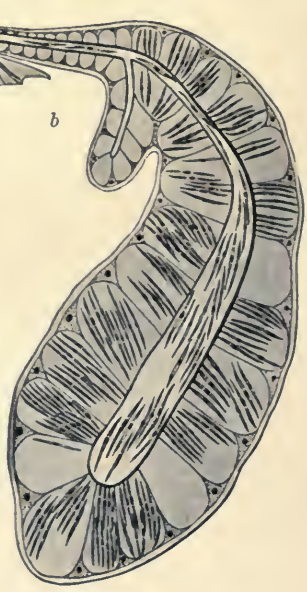



Fig. 924.

Fig. 923. Teil eines Schnittes durch den dorsalen Drüsenschlauch einer Speicheldrüse von Anopheles mit zahlreichen Sporozoiten des Tropicaparasiten (Laverania malariae). *1* Fettkörper. *2* innere Cuticula des Drüsenganges. *3* Sporozoiten von Plasmodium. *4* Drüsensekret in den Speichelzellen. (Nach Grassi aus Lang.)

Fig. 924. Schema des dorsalen Schlauches einer infizierten linken Speicheldrüse von Anopheles. Das Sekret der Zellen und der Drüsengang sind von Sporozoiten des Tropicaparasiten (Laverania malariae) erfüllt. *a* Ausführgang, durch welchen die Sporozoiten in den Mund und die Stechwerkzeuge des Anopheles geraten. *b* Ort der Einmündung der beiden anderen Drüsenschläuche. (Kombiniert nach Ross und Grassi.)

bei der agamen Vermehrung etc. Unterschiede zwischen den mediterranen und den tropisch-afrikanischen „Tropicaparasiten" machen. Möglicherweise handelt es sich aber dabei um Unterschiede von untergeordneter Bedeutung, welche durch Klima etc. bedingt sein mögen.

Der Tropicaparasit (Laverania malariae) ist der Urheber der Fieberformen, welche als Perniciosa, Tertiana maligna, Quotidiana, Aestivo-Autumnalfieber, Bidua, Tropica etc. bekannt geworden sind und die gefährlichsten Malariaformen darstellen.

Näheres über die Krankheitstypen findet sich am Schluß dieses Abschnittes S. 923.

## 2. Tertianaparasit.

**Plasmodium vivax** Grassi und Feletti.

1889 Plasmodium var. tertiana Golgi, in: Arch. per le Sci. med. Vol. 13. p. 173.
1892 Haemamoeba vivax Grassi und Feletti, in: Atti Accad. Catania. Ser. 4. Vol. 5. p. 10.
1894 Haemamoeba Laverani var. tertiana Labbé, in: Arch. Zool. expér. Sér. 3. Vol. 2. p. 170.
1899 Plasmodium malariae tertianum Golgi bei Labbé, Sporozoa. In: Tierreich. Lief. 5. p. 82.

Der Tertianaparasit wird ebenso wie der Quartanaparasit erheblich größer als der Tropicaparasit.

Die jungen Stadien der Schizogonie zeichnen sich im roten Blutkörperchen des Menschen durch lebhafte amöboide Beweglichkeit aus, wodurch sie gegenüber den beiden anderen Formen auffallen. Lebhaftere Strömungen im Protoplasma zeigen auch das regelmäßig vorhandene Pigment in steter Bewegung. Die Pigmentstäubchen sind fein, von körniger Beschaffenheit und von lichtbrauner

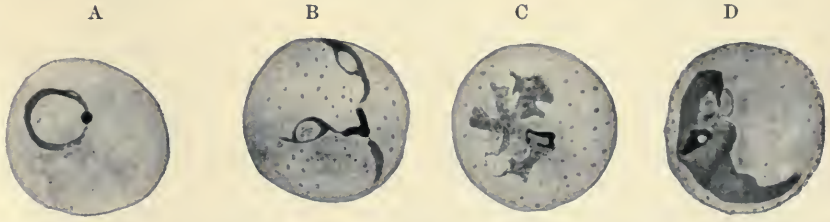



Fig. 925 A—D. Wachstum des Tertianaparasiten. Vergr. 2200. Die Figuren zeigen einige der in den Präparaten häufigen bizarren Formen und die mit dem Wachstum des Parasiten zunehmende und gröber werdende Schüffnersche Tüpfelung. (Orig. nach Präp. von Prof. R. May.)

Farbe. Der ganz junge Parasit hat einen Durchmesser von 1—2 μ (Fig. 925 A). Infolge der Beweglichkeit ist die Form sehr wechselnd, viel seltener als bei den anderen Formen ein kreisrunder Umriß.

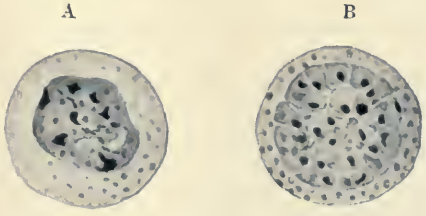



Fig. 926 A u. B.

Fig. 927.

Fig. 926 A und B. Tertianaparasit. Agame Vermehrung. Vergr. 2200. A Vielkerniges Stadium. B Zerfall in Sprößlinge. Schüffnersche Tüpfelung deutlich. (Orig. nach Präp. von Prof. R. May.)

Fig. 927. Tertianaparasit. Vergr. 2200. Doppelinfektion eines roten Blutkörperchens. Zeigt beim Vergleich mit den Figg. 925 und 926 die Vergrößerung des roten Blutkörperchens. Schüffnersche Tüpfelung noch schwach. (Orig. nach Präp. von Prof. R. May.)

Sehr häufig sind im Anfang der Infektion kleine Siegelringformen von $^1/_5$—$^1/_2$ Blutkörperchendurchmesser. Diese gewöhnlich noch pigmentfreien Stadien werden als kleine Tertianaringe bezeichnet.

Der heranwachsende Parasit kann schließlich das Blutkörperchen ganz ausfüllen; dieses ist noch dazu in der Regel gequollen und hat seinen Farbstoff verloren (Fig. 925 B, C). Ja, er kann den $1^1/_2$-fachen Durchmesser des roten Blutkörperchens erreichen. Das gequollene Blutkörperchen zeigt das Phänomen der Schüffnerschen Tüpfelung. Es ist das eine bei den üblichen Blutfärbemethoden hervortretende ungleichmäßige Färbung des Erythrocytenstromas. Die Tüpfelung ist minimal und sehr fein im Anfangsstadium der Infektion, wird aber je mehr der Parasit heranwächst, um so gröber und ausgebreiteter (Fig. 925 u. 926).

Fig. 928 a—c. Schizogonie des Tertianaparasiten. a u. b Vielkernige Stadien. c Deren Zerfall in Merozoiten. Vergr. 2200. (Nach Ruge.)

Der erwachsene Parasit hat einen Durchmesser von 8—10 μ; er zerfällt bei der Teilung in eine größere Anzahl von Sprößlingen; meist sind es deren 15—20 (Fig. 926 B u. 928 c).

Meist liegt dabei das Pigment in der Mitte, zu einem dichten Klumpen zusammengebacken; die Sprößlinge liegen als unregelmäßiges Häufchen darum (Fig. 928 c), wenn sie nicht, was manchmal vorkommt, in zwei konzentrischen Ringen angeordnet sind. Von dieser Sporulationsweise kommen manchmal geringe Abweichungen vor, je nachdem der Restkörper kleiner oder größer ausfällt und je nachdem das Pigment in einem oder zwei Häufchen angesammelt ist. So regelmäßige Teilungsformen, wie beim Quartanaparasiten, kommen nicht vor. Die Zahl der Sprößlinge beträgt in der Regel 14—20, besonders häufig 16, selten 12 oder 22—24.

Die Zeit, welche von einem Teilungsakt zum anderen verläuft, beträgt 48 Stunden.

Infolge davon erzeugt der Parasit den Malariatypus, welcher als Tertiana bekannt ist.

Bei Plasmodium vivax findet man die agamen Vermehrungsstadien im peripheren Blut ebenso häufig wie in den inneren Organen.

Genau wie bei dem Tropicaparasiten bilden sich nach einiger Zeit statt der Teilungsstadien massenhaft Gametocyten aus. Die jungen Gametocyten sollen nie die unregelmäßigen Formen annehmen, welche für die Agameten so charakteristisch sind.

Sie unterscheiden sich jedoch von denen des Tropicaparasiten durch die Form. Sie sind rund und wenig beweglich, und zeigen das Pigment in anderer Form als die erwachsenen ungeschlechtlichen Formen (Fig. 930). Es sind gröbere Körnchen und selbst stäbchenartige Gebilde vorhanden, welche im ganzen Körper gleich-

mäßig verteilt sind. Während der Bildung der Gametocyten erfolgen lebhaft wirbelnde Bewegungen im Plasma.

Während die Makrogametocyten noch im Wachstum begriffen sind, läßt sich schon keine Spur eines sie einschließenden Blutkörperchens mehr nachweisen. Nachdem sie die Hauptmasse seiner Substanz aufgebraucht haben, sind sie aus ihm herausgefallen; sie können schließlich zwei- bis dreimal so groß werden als ein rotes Blutkörperchen. — Die Mikrogametocyten werden in der Regel nicht größer als die Agameten. Die Mikrogametenbildung läßt sich in der feuchten Kammer verfolgen (Fig. 932) und bietet keine Besonderheiten gegenüber P. praecox.

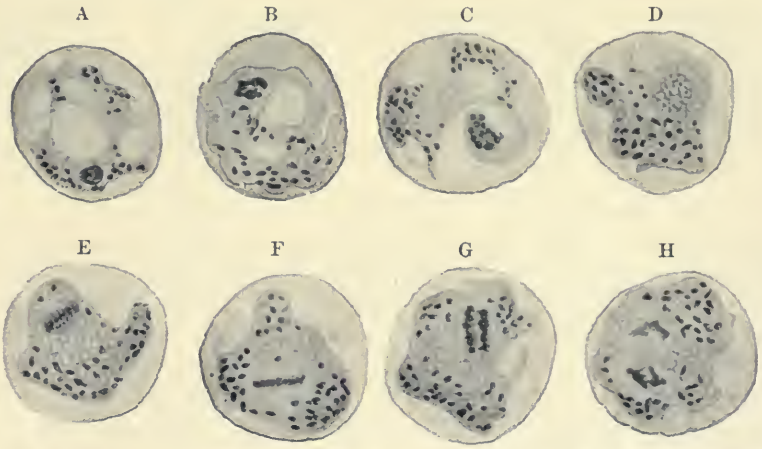



Fig. 929 A—H. Feinere Vorgänge bei der Chromatinteilung des agamen Tertianaparasiten (Schizonten). A—C Beginnende Auflockerung des Kerns[1]). D Vollendete Auflockerung des Kerns zu einem Netzwerk. E, F Bildung der Aequatorialplatte, G und H Auseinanderrücken der neugebildeten Chromatinteile. Vergr. 2200. (Nach Schaudinn aus Ruge.)

Die Befruchtung des Tertianaparasiten ist von Schaudinn genauer studiert worden (vgl. Fig. 933). Der Mikrogametocyt bildet an seiner Oberfläche 4—8 Mikrogameten, der Makrogametocyt reift heran, indem sein Kern eine richtungskörperartige Bildung abschnürt (?). Der nach der Befruchtung entstehende Ookinet soll noch längere Zeit zweikernig sein.

Grassi gibt an, daß in der Regel der Ookinet von Plasmodium vivax im Darm des Anopheles größer sei als derjenige des Tropicaparasiten.

Auch hat er bei der ferneren Entwicklung wenigstens die früheren Stadien der Sporogonie unterscheiden können; es soll bei Plasmodium vivax das Pigment durch seine hellere Farbe und weniger dichte Lagerung und das Plasma durch den etwas größeren Reichtum an Vakuolen ausgezeichnet sein.

Die sonstigen Unterschiede, welche Bignami und Bastianelli gesehen haben wollen, hält Grassi für Kunstprodukte, bedingt durch

1) In Fig. A liegt der Kern als kompakter, schwarzer, runder Block am unteren Rand, in B und C am oberen Rand des Parasiten.

die Konservierungsmethode. Auch neuere Untersuchungen haben keine sicheren Unterschiede erkennen lassen.

Der Lebensabschnitt im Körper des Anopheles wird bei Plasmodium vivax ebenfalls in 8 Tagen bei einer Temperatur von 28—30° C vollendet, während bei niedrigerer Temperatur die Entwicklung verlangsamt wird.

Für die Weiterentwicklung der Gametocyten ist auch hier 16° das Minimum, 18—20° eine günstige, etwas höhere Grade (24—30° C) die optimale Temperatur.

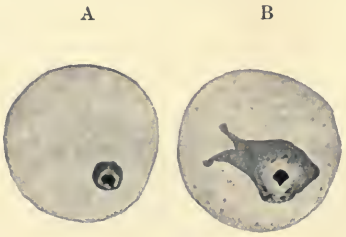



Fig. 930 A u. B.

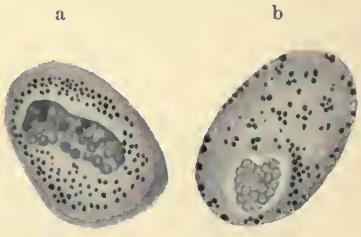



Fig. 931 a u. b.

Fig. 930 A u. B. Entwicklung der Gametocyten des Tertianaparasiten. Vergr. 920. Jugendstadien der Gametocyten (ohne Vakuole, vgl. dagegen die agamen Stadien Fig. 925 A—C). (Orig. nach Präparaten von Prof. R. May.)

Fig. 931 a u. b. Gametocyten des Tertianaparasiten. a Mikrogametocyt. b Makrogametocyt. Vergr. 2200. (Nach Ruge.)

Diesen Tatsachen entsprechen die Verbreitungsverhältnisse des Plasmodium vivax. Er ist weit in den Tropen, Subtropen und in der gemäßigten Zone verbreitet.

Er erzeugt das Tertianafieber, eine in der Regel weniger gefährliche Malariaform (s. S. 926).

### 3. Quartanaparasit.

**Plasmodium malariae** Laveran.

1883 Oscillaria malariae Laveran bei E. Richard in: Rev. Sci. Vol. 31. p. 113.
1890 Plasmodium var. quartana Golgi, in: Arch. Ital. Biol. Vol. 14. Fasc. 1. 2.
1892 Haemamoeba malariae Grassi und Feletti in: Atti Accad. Catania. Ser. 4. Vol. 5. p. 10.
1894 Haemamoeba Laverani var. quartana Labbé, in: Arch. Zool. expér. Sér. 3. Vol. 2. p. 170.
1899 Plasmodium malariae quartanum Golgi bei Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 82.

Das junge Plasmodium malariae erscheint kurz nach der Infektion des roten Blutkörperchens als unpigmentiertes Kügelchen. Auch Siegelringformen kommen vor.

Es entsendet lange und dünne Pseudopodien in trägen Bewegungen. Auch die Protoplasmaströmung, welche an den Bewegungen des sich allmählich ablagernden Pigments erkannt werden kann, ist eine langsame. Das Pigment tritt in Form von ziemlich groben, tiefdunklen Körnchen oder Stäbchen auf (Fig. 935, 936 und 937). Die Vakuole ist nicht so groß und dem Plasma gegenüber dominierend, wie das bei dem Tropicaparasiten der Fall ist.

Entsprechend dem Wachstum des Parasiten häuft sich in dessen Protoplasma das Pigment an, und diesem entspricht wieder eine stets abnehmende Beweglichkeit des Plasmodiums, welches immerhin noch seine lappige Gestalt beibehält (Fig. 935 D). Schon wenn der Parasit $^1/_3$—$^1/_2$ des Blutkörperchens ausfüllt, wird er rundlich und unbeweglich. Sehr häufig hat der erwachsene Quartana-Agamet einen bandförmigen Körper (Fig. 935 C).

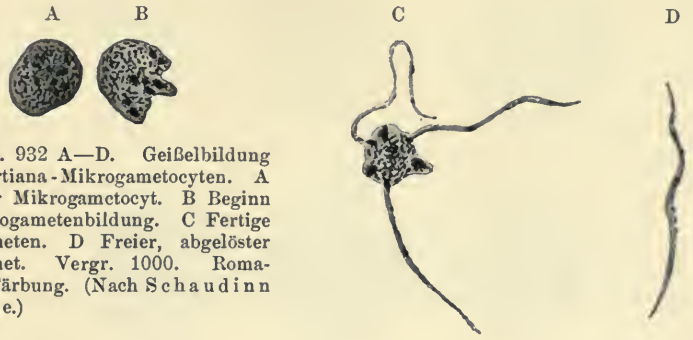



Fig. 932 A—D. Geißelbildung beim Tertiana-Mikrogametocyten. A Ruhender Mikrogamctocyt. B Beginn der Mikrogametenbildung. C Fertige Mikrogameten. D Freier, abgelöster Mikrogamet. Vergr. 1000. Romanowsky-Färbung. (Nach Schaudinn aus Ruge.)

Wenn der Parasit erwachsen ist, füllt er fast das ganze Blutkörperchen aus, ohne daß dies indes sehr geschädigt würde; dessen Form bleibt vielmehr gut erhalten und die periphere Zone behält auch ihre Farbe. Bei Quartana kommt keinerlei Fleckung oder Tüpfelung des roten Blutkörperchens vor, wie sie bei Tropica und Tertiana beschrieben wurden (S. 905 u. S. 914).

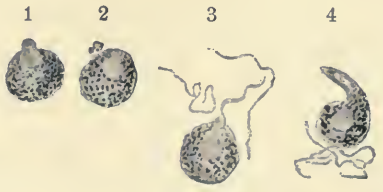



Fig. 933.

Fig. 934.

Fig. 933. Befruchtungsgang beim Tertianaparasiten. 1 Vorwölben der Kernsubstanz des Makrogameten. 2 Makrogamet mit abgeschnürter Kernsubstanz (Reduktionskörper). 3 Eindringen des Mikrogameten in den Makrogameten. 4 Der befruchtete Makrogamet ist zum Ookineten geworden. Unter ihm liegen einzelne durch eine Absonderung des Makrogameten gelähmte Mikrogameten, so daß keine Ueberbefruchtung eintreten kann. Vergr. 1000. (Nach Schaudinn aus Ruge.)

Fig. 934. Schema der reifen Oocyste von Plasmodium vivax (?). Optischer Durchschnitt. (Nach Bastianelli und Bignami aus Lühe.)

Ist der Parasit erwachsen — er hat dann einen Durchmesser von etwa 7 μ, oft eckige Umrisse und in der Mitte angesammeltes Pigment — so erfolgt die Teilung in eine geringe Anzahl von Sprößlingen in meist sehr regelmäßiger Form. Es entstehen 9—12, sehr häufig 8, selten nur 6 oder auch bis 14 Sprößlinge. In den frühen Teilungsstadien sieht man, um den zentralen Restkörper mit dem Pigment, radiäre Durchfurchungslinien, wie die Speichen eines Rades

auftreten. Dementsprechend liegen schließlich auch die Sporen in einem regelmäßigen Kranz um den Restkörper angeordnet (Fig. 935 E u. F). Man bezeichnet das regelmäßige Teilungsbild auch als die Gänseblümchenform.

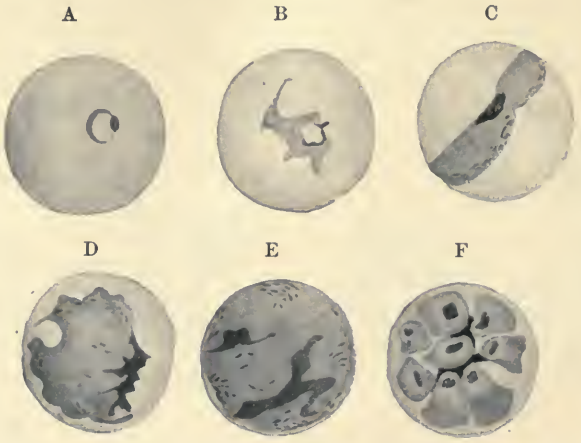
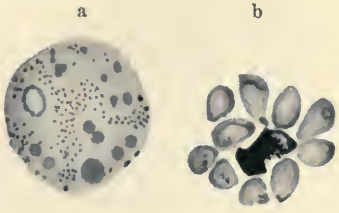



Fig. 935 A—F. Quartanaparasit. Wachstum und Vermehrung. Vergr. 2200. A—C Charakteristische Formen aus dem peripheren Blut. D—E Erwachsene Parasiten. F Typische Vermehrungsrosette. (Orig. nach Präparaten von Prof. R. May.)

Die agame Vermehrung erfolgt im Blut des Menschen in je 72 Stunden. Man nennt daher die durch den Parasiten erzeugte Malaria die Quartana.




Die Vermehrung geht regelmäßig im strömenden Blut vor sich, man kann keine Ansammlung der Teilstadien in den Blutgefäßen der inneren Organe erkennen, wie bei den anderen Arten.

Fig. 936 a u. b. Schizogonie des Quartanaparasiten. a Vielkerniges Stadium. b Zerfall in die Merozoiten. Vergr. 2200. (Nach Ruge.)

Die Gametocyten sind rundlich (Fig. 937 u. 938) und unterscheiden sich von den erwachsenen ungeschlechtlichen Formen vor allen

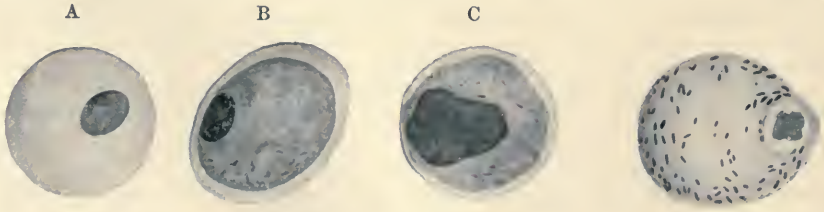



Fig. 937 A—C.

Fig. 938.

Fig. 937 A—C. Gametocyten des Quartanaparasiten. Vergr. 2200. A Junger Gametocyt. B Erwaehsener Makrogametocyt. C Erwaehsener Mikrogametocyt. (Orig. nach Präparaten von Prof. R. May.)

Fig. 938. Makrogametoeyt des Quartanaparasiten. Vergr. 2200. (Nach Ruge.)

Dingen durch die lebhaften Strömungen im Protoplasma, welche an der Beweglichkeit des Pigments erkannt werden können. Sie sind von den ungeschlechtlichen Stadien im gefärbten Präparat relativ schwer zu unterscheiden. Haben sie eine gewisse Größe erreicht, so fallen sie aus dem aufgebrauchten roten Blutkörperchen heraus, dessen Größe sie etwas übertreffen können.

Die Befruchtung und Weiterentwicklung im Anopheles (maculipennis) sind noch nicht im Detail studiert; doch wird wohl gegenüber den anderen Arten kein großer Unterschied bestehen.

Jedenfalls steht fest, daß diese Entwicklung schon bei einer Temperatur von nur 16,5° C, ja nach Jancsó sogar 14° C, aber nicht mehr bei einer Temperatur von 30° C vor sich geht. Die Verbreitung des Plasmodium malariae ist denn auch eine andere als diejenige der beiden anderen Formen; sie erstreckt sich weiter polwärts, aber im allgemeinen weniger weit äquatorwärts.

**Plasmodiumarten** aus verschiedenen Säugetierarten.

Von diesen seien zunächst die theoretisch und vielleicht auch praktisch sehr wichtigen Affenparasiten erwähnt.

### a) Plasmodium Kochi Laveran.

1899 Kossel, Ueber einen malariaähnlichen Blutparasiten bei Affen. In: Zeitschr. f. Hygiene. Vol. 32. p. 25.
1908 Gonder und v. Berenberg-Gossler, Untersuchungen über Malariaplasmodien der Affen. In: Malaria. Vol. 1. p. 47.

Die jungen Agameten dieser Form erinnern sehr an die Tropicaringe; die älteren Stadien jedoch, auch durch die Beweglichkeit, mehr an den Tertianaparasiten. Gelegentlich kommt auch Tüpfelung der roten Blutkörperchen vor. Die Parasiten sollen extra- und intraglobulär sein. Die Periode der agamen Vermehrung ist nach Gonder und Rodenwaldt, entgegen früheren Angaben, 48 Stunden.

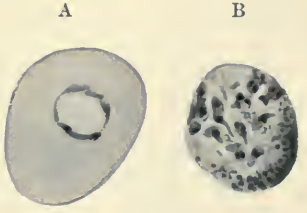



Fig. 939 A u. B. Plasmodium Kochi. A Ringform. B Agame Vermehrung. (Nach Gonder und v. Gossler.)

Gefunden bei afrikanischen Affen: Meerkatzen (Ziemann 1900), Mangaben und Pavianen (nach Kossel), Schimpansen (nach Ziemann und Lühe). Nach Gonder und Rodenwaldt gelingt die direkte Uebertragung auf den Menschen nicht. Bei Affen ist die Art nicht sehr pathogen, wird es aber in hohem Grad, wenn man Versuchstieren die Milz exstirpiert. Bruce und seine Mitarbeiter beschrieben eine Plasmodiumart bei Cephalophus (P. cephalophi Br. u. A.).

### b) Plasmodium pitheci Halb. u. Prow.

1907 Halberstädter und Prowazek, Untersuchungen über die Malariaparasiten der Affen. In: Arb. Kais. Gesundheitsamt. Berlin. Vol. 26. p. 37.

Die jüngsten Formen dieser Parasiten stellen Ringe dar, welche den Tropicaringen ähneln; die agame Vermehrung gleicht im Typus derjenigen des Tertianaparasiten, während die Gameten am meisten an diejenigen der Quartana erinnern. Die heranwachsenden Stadien

sind zum Teil stark schwarzbraun pigmentiert. Aehnlich wie beim Tertianaparasiten erscheinen die infizierten Blutkörperchen bei geeigneter Färbung getüpfelt (nach Shibayama soll eine Tüpfelung nicht nachweisbar sein). Die Entdecker glauben, daß die weiblichen Gametocyten äußerlich auf den Blutkörperchen schmarotzen, während die anderen Stadien intraglobulär seien.

Fig. 940 A—E. Plasmodium pitheci Halb. u. Prow. A Junge Ringe, Doppelinfektion des roten Blutkörperchens. B Aelteres Ringstadium. C Agame Vermehrung. D Makrogametocyt. E Mikrogametocyt. In Fig. D ist die Tüpfelung des roten Blutkörperchens deutlich erkennbar. (Nach Halberstädter und Prowazek.)

Der Parasit wurde in Orang-Utans (Pithecus satyrus) aus Borneo gefunden, eine analoge Form wurde von Ziemann in Kamerun beim Schimpansen (Anthropopithecus troglodytes) entdekt.

### c) Plasmodium inui Halb. u. Prow.

1908 Mayer, M., Ueber Malariaparasiten bei Affen. In: Arch. Protistenk. Vol. 12. p. 314.
1908 Flu, P. C., Untersuchungen über Affenmalaria. Ibid. p. 323.

Diese gleichzeitig mit der vorigen beschriebene Form (Fig. 941) ist zunächst durch ihr gelbes, zartes Pigment unterschieden. Sonst

Fig. 941 A—E. Plasmodium inui Halb. u. Prow. A jüngster Ring. B und C agame Vermehrung. D Makrogametocyt. E Mikrogametocyt. (Nach Prowazek und Halberstädter.)

ist sie dem Orang-Utanparasiten sehr ähnlich. Auch Tüpfelung der roten Blutkörperchen wurde nachgewiesen. Im ganzen ähnelt sie also sehr dem Tertianaparasiten.

Sie wurde beobachtet bei Macacus (Inuus) cynomolgus aus Java und bei Macacus (Inuus) nemestrinus aus Sumatra und Borneo, nach Kossel auch bei anderen Affen, z. B. Cynocephalus babuinus.

### d) Plasmodium cynomolgi Mayer.

1907 Mayer, M., Ueber Malariaparasiten bei Affen. Medizinische Klinik. No. 20. S. a. Arch. f. Protistenk. Vol. 12. 1908. p. 314.
1910 Banchard et Langeron, Le paludisme des Macacques. In: Arch. Parasitologie. Vol. 15. p. 529.
1910 — — Nouvelles recherches. Ibid. p. 599.

Die bei Macacus cynomolgus parasitierende Art ist ausgezeichnet durch ein goldgelbes Pigment. Sie erzeugt in den roten Blutkörperchen Flecken, welche den Schüffnerschen Tüpfeln der Tertiana durchaus gleichen. Zahl der Merozoiten 8—13. Sie erzeugt bei ihrem Wirt Krankheitszustände, welche durchaus der menschlichen Malaria gleichen. Sie kann zum Tode führen, wobei eine enorme Anhäufung der Parasiten in den Kapillaren der Organe sich nachweisen läßt und die pathologisch-anatomischen Veränderungen große Aehnlichkeit mit denen bei menschlicher Malaria zeigen. Dauer des Zyklus 48 Stunden.

Aehnliche Formen wurden mehrfach in asiatischen Makaken gefunden.

### e) **Plasmodium brasilianum** Gonder und v. Gossler.

1908 Gonder und v. Berenberg-Gossler, Untersuchungen über Malariaplasmodien der Affen. In: Malaria. Vol. 1. Heft 1. p. 47.

Eine der menschlichen Quartana ähnliche Form, auch darin ähnlich, daß die Periode der agamen Entwicklung 72 Stunden dauert.

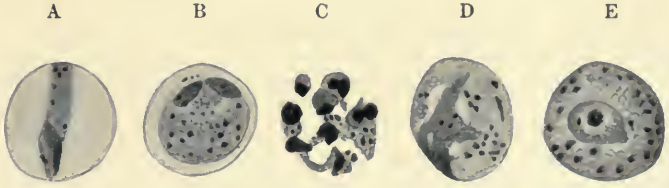



Fig. 942 A—E. Plasmodium brasilianum Gonder u. v. Gossler. A Bandförmiger Agamet. B Kernvermehrung. C Vermehrung vor der Gametenbildung. D Mikrogametocyt. E Makrogametocyt. (Nach Gonder und v. Gossler.)

Es sollen alle Stadien extraglobulär sein. Die Autoren glauben ähnliche Differenzierung in indifferente und geschlechtliche Formen schon im Verlauf der agamen Vermehrung unterscheiden zu können, wie dies Schaudinn für den Tertianaparasiten annahm.

Die Art wurde gefunden in Brachyurus calvus, dem Ouakari, einer seltenen Affenart aus dem Amazonasgebiet.

Fig. 943 A u. B. Polychromophilus melanipherus Dionisi. A Agamet. B. Vermehrungsstadium (?). (Nach Dionisi.)

Außer in Affen wurden auch in Eichhörnchen (in Annam) plasmodiumähnliche Blutparasiten gefunden. Bei Fledermäusen kommen dem Plasmodium sehr ähnelnde Formen vor, welche Dionisi in die Gattung Polychromophilus eingereiht hat (Polychromophilus melanipherus Dion. aus dem Blut von Miniopterus Schreibersi, Fig. 943, murinus in Vespertilio murinus). Aehnliche Formen hatte Ziemann schon 1896 bei „fliegenden Hunden“ gefunden.

## Gattung: **Achromaticus** Dionisi.

### **Achromaticus vesperuginis** Dionisi.

1898 Dionisi, A., Ein Parasit der roten Blutkörperchen in einer Fledermausart. In: Moleschotts Unters. z. Naturl. d. Menschen u. d. Tiere. Vol. 16. p. 531.

1900 Dionisi, A., Die Malaria einiger Fledermausarten. In: Moleschotts Unters. z. Naturl. d. Menschen u. d. Tiere. Vol. 17. Heft 3 u. 4.
1905 Kisskalt, R., Blutparasiten bei Fledermäusen. In: Centralbl. f. Bakteriol. etc. Orig. Vol. 40. p. 213.
1906 Gonder, R., Achromaticus vesperuginis. In: Arb. Kais. Gesundheitsamt. Berlin. Vol. 24. p. 220.

Diese Form scheint in manchen Beziehungen einen Uebergang zwischen Babesien (siehe unten) und Plasmodien herzustellen. Sie bildet Ringe, die stark heranwachsen. Anzeichen der agamen Vermehrung sind bekannt. Relativ große Birnformen werden als Gameten gedeutet. Pigment wird nicht gebildet. Einzelheiten der Entwicklung

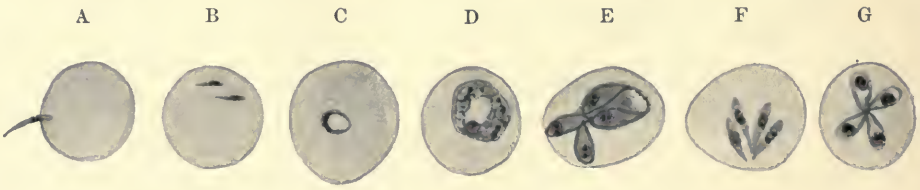



Fig. 944 A—G. Achromaticus vesperuginis (Dionisi). A Eindringen des jungen Individuums in den Erythrocyten. B Zwei frisch eingedrungene Individuen. C Ringform (klein). D Größere Form mit mehreren Kernen. E—G Bildung von in der Vierzahl vorhandenen birnförmigen Individuen. (Nach Gonder.)

sind noch unbekannt. Ueberträger unbekannt. Neumann glaubt, Weiterentwicklung bei den Fledermausmilben (Pteroptus vespertilionis) gefunden zu haben, doch sind die von ihm aufgefundenen Stadien noch nicht mit Sicherheit zu deuten. Im Winterschlaf der Fledermäuse treten eigenartige Veränderungen an den Parasiten auf.

Die Art kommt in Fledermäusen der Gattung Vesperugo vor und wurde in Italien, Deutschland und Oesterreich gefunden.

## Gattung: **Haemocystidium** Castellani und Willey.

1904 Castellani and Willey, Observations on the Haematozoa of Vertebrates in Ceylon. In: Spolia Zeylanica. Vol. 2. p. 78.

Die Arten dieser Gattung kommen bei Reptilien in den roten Blutkörperchen vor. Sie sind die einzigen pigmentbildenden Hämosporidien aus Kaltblütern, welche bisher bekannt wurden. Sie sind nicht amöboid beweglich.

Nach Dobell ist die agame Vermehrung von H. Simondi, welche im zirkulierenden Blut stattfindet, eine einfache Zweiteilung, höchstens kommt noch Vierteilung vor. Die Sprößlinge sind auffallend groß. Die Gametocyten sind ausgesprochen dimorph, so daß man von weiblichen und männlichen sprechen darf, ohne daß die Weiterentwicklung bekannt ist. Sehr merkwürdig ist die Tatsache, daß die reifen ♂ und ♀ Gametocyten stets durch eine gleichhälftige Kernteilung zweikernig werden. Die Gametocyten sind groß und ungefähr bohnenförmig.

Haemocystidium Simondi Cast. und Will. in dem Gecko Hemidactylus Leschenaultii Gray in Ceylon, H. Metschnikowi (Simond) aus der Schildkröte Chitra indica (Gray) in Indien bei Agra. Andere Formen hat Bouet bei westafrikanischen Schildkröten und

Schlangen gefunden (H. Mesnili [B.] in Naja sp., H. Roumei [B.] in Cinnyxis belliana Gray; beide an der Elfenbeinküste).

Ferner ist zu erwähnen H. testudinis (Laveran) aus Testudo pardalis (Südafrika), H. najae Wenyon aus Naja haje und N. nigricollis (Chartum).

Fraglich ist, ob H. (Plasmodium) mabuiae Wenyon hierher gehört, eine Form, welche sehr an die Proteosomen der Vögel erinnert (aus der Eidechse Mabuia quinquetaeniata vom Bahr-el-Ghazal). Die Schizonten sind amöboid, manchmal scheinbar intranukleär. Die Schizogonie liefert nur 6 Nachkommen. Die Gametocyten sind oval.

Dieser Form und den Vogelparasiten zu ähneln scheinen auch zwei brasilianische Arten H. (Plasmodium) diploglossi Aragao und Neiva aus Diploglossus fasciatus D.-B., dessen Schizogonie ca. 40 Sprößlinge liefert, und besonders H. (Plasmodium) tropiduri Ar. u. N. (aus Tropidurus torquatus Wied.) mit 12 Merozoiten.

Es ist hervorzuheben, daß alle diese Formen bisher nur dadurch in der Gattung Haemocystidium zusammengehalten werden, daß sie plasmodienähnliche Reptilienparasiten sind. Von den meisten ist kaum etwas über die Lebensgeschichte bekannt. Einige Autoren sind der Ansicht, daß die Arten mit der Gattung Plasmodium zu vereinigen, resp. auf die Gattungen Plasmodium und Haemoproteus zu verteilen seien. Was richtig ist, wird erst die Zukunft lehren. Zunächst scheint ja die Art der Schizogonie und die Bildung der Gameten für einige Besonderheiten zu sprechen. Ueber die Validität der aufgestellten Arten ist bisher auch noch nichts Sicheres auszusagen.

## Parasitismus und pathogene Bedeutung der Hämosporidien.

Wir haben gesehen, daß die Hämosporidien, gleich den Coccidien, echte Zellparasiten und wie diese durch einen typischen Generationswechsel ausgezeichnet sind. Die Befruchtungserscheinungen sind prinzipiell denjenigen der Eimeriden zu vergleichen, und man kann demzufolge sie als Coccidien betrachten, welche in manchen Punkten durch die Anpassung an den Blutparasitismus abgeändert sind. Wie die Hämogregarinen sich mit Sicherheit als derart angepaßte Coccidien vom Typus der Adeleiden erwiesen haben, so kann man die Plasmodien und ihre näheren Verwandten als solche vom Eimeridentypus betrachten.

Die neueren Forschungen, welche in früheren Kapiteln niedergelegt sind (S. 867 u. 857), haben gezeigt, daß unter den Coccidien mehrere Gruppen vorkommen, welche in besonderer Weise an den Blutparasitismus und an Wirtswechsel angepaßt sind. Die blutparasitischen Hämogregarinen sind noch echte Coccidien. Immerhin finden sich bei ihnen im Zusammenhang mit dem Wirtswechsel entwickelte Anpassungen, welche an solche der Hämosporidien erinnern, so die Bildung von Ookineten bei Karyolysus.

Die Aggregatiden dagegen, gewebebewohnende Formen, welche nicht im Blut vorkommen, zeigen Uebereinstimmung mit Hämosporidien in anderer Beziehung. Schizogonie und Sporogonie verlaufen in verschiedenen Wirten. Wie bei den Aggregatiden die Merozoiten, so werden bei den Hämosporidien die Keime von einem

Wirt auf den andern ohne Bildung von Sporenschalen übertragen, bei den einen die Merozoiten, bei den anderen die Sporozoiten, welche durch besondere Anpassung schalenlos geworden sind.

Die Hämoproteiden sind an den Wirtswechsel noch nicht so vollkommen angepaßt und haben infolgedessen noch mehr Coccidienmerkmale bewahrt. Immerhin schien es mir berechtigt, sie und die Plasmodidae als die besondere Unterordnung der Hämosporidien zu vereinigen.

Die Hämoproteiden deuten uns in sehr vollkommener Weise an, in welcher Weise der Uebergang von Coccidien zu Plasmodiden sich vollzogen haben mag. Die Uebergangsformen von Coccidien zu Hämosporidien sind in neuerer Zeit in so großer Zahl bekannt geworden, die Aehnlichkeit ihres Zeugungskreises, besonders ihrer Befruchtungsvorgänge ist so groß, daß man wohl nicht mehr an ihrer nahen Verwandtschaft zweifeln darf. Die Hämosporidien sind wohl sicher als Abkömmlinge von Coccidien zu betrachten.

Damit fällt die von mir immer angezweifelte Theorie der nahen Verwandtschaft der Hämosporidien mit trypanosomenähnlichen Flagellaten vollkommen zusammen. Sie war von Schaudinn aufgestellt, von Prowazek und Hartmann u. a. hartnäckig verteidigt worden. Letzterer war sogar so weit gegangen, die Hämosporidien mit den Trypanosomen zu der besonderen Protozoengruppe der Binucleaten zu vereinigen. Nun sind aber weder die Blepharoplaste der Trypanosomen Kerne noch besitzen die Hämosporidien Blepharoplaste. Die Tatsachen, welche einst so glatt den Zusammenhang beider Gruppen zu beweisen schienen, haben sich als Irrtümer herausgestellt, und was jetzt noch von angeblich beweisenden Tatsachen für die Binucleatentheorie angeführt wird, ist so fadenscheinig, daß es einer Erörterung an dieser Stelle nicht bedarf.

Die Plasmodiden verdanken ihre außerordentlich große pathogene Bedeutung ihrer rapiden Vermehrungsfähigkeit und der rasch zerstörenden Wirkung, welche ihr Zellparasitismus auf die von ihnen befallenen roten Blutkörperchen ausübt.

Ihr Einfluß auf den Organismus ist ein um so größerer, als die von ihnen zerstörten Zellen, die Erythrocyten, eine so große Bedeutung für die Gesundheit ihrer Wirte (ausschließlich höhere Wirbeltiere) besitzen.

In diesem Zusammenhang sei übrigens auch hervorgehoben, daß nach Argutinsky, Schaudinn u. a. die Malariaparasiten nicht immer im Erythrocyten, sondern vielfach nur an dessen Außenfläche angeheftet, bzw. in dessen Stroma eingesenkt, ihren Sitz haben (vgl. Fig. 906 A, S. 903); es ist noch unklar, ob dies für bestimmte Stadien oder Phasen derselben die Regel ist oder nur eine Ausnahme darstellt. Für die meisten Stadien ist intracelluläres Vorkommen mit Sicherheit festgestellt.

Die große Beachtung, welche die Plasmodiden gefunden haben, verdanken sie weniger dem sehr bedeutenden wissenschaftlichen Interesse, welches ihre Naturgeschichte fordert, als vielmehr dem Umstand, daß sie als Krankheitserreger des Menschen und — wenn wir die Babesien hinzuziehen — unserer kostbarsten Haustiere eine verhängnisvolle, gewaltige Rolle spielen. Neben den Spirochätosen, Trypanosomosen, Babesiosen und Leishmaniosen sind die Plasmo-

diosen die gefährlichsten unter den spezifischen Krankheiten der Tropen. Sie sind es, welche die Besiedelung der Tropen durch die weiße Rasse bisher sehr erschwerten und zum Teil sogar unmöglich machten.

## Plasmodiosen.

Die wichtigsten unter ihnen sind die Plasmodiosen, welche als Krankheiten bei Vögeln, Fledermäusen und Affen vorkommen, vor allem aber beim Menschen wüten, bei welchem sie bekannt sind unter dem Namen der

### Malaria,

des Sumpffiebers, oder Wechselfiebers, in seinen verschiedenen Erscheinungsweisen. Die beiden erwähnten deutschen Namen weisen auf besondere Eigentümlichkeiten der Malariaerkrankungen hin, welche in engem Zusammenhang mit den biologischen Verhältnissen der Malariaparasiten stehen.

Wechselfieber wird die Malaria deswegen genannt, weil bei den Erkrankten Fieberperioden mit fieberfreien Zeiten abwechseln, in welch letzteren der Kranke, abgesehen von Schwäche und Müdigkeit, sich vollkommen wohlfühlen kann.

Diese Eigentümlichkeit ist durch die Fortpflanzungsverhältnisse der Parasiten bedingt.

Hat eine Stechmücke aus der Gattung Anopheles mit infizierten Speicheldrüsen einen gesunden Menschen gestochen, so hat sie dessen Blut in der Regel eine sehr große Anzahl von Keimen der betreffenden Plasmodiumart einverleibt; denn wie ich schon früher erwähnte, kann eine einzelne Oocyste bis zu 10000 Sporozoiten enthalten, und auf dem Darm eines einzigen Anopheles können 200 und mehr Oocysten gefunden werden.

Diese Menge von Infektionskeimen genügt jedenfalls, um die oft so plötzlichen und heftigen Krankheitsausbrüche zu erklären. Trotzdem nimmt Grassi an, daß in der ersten Periode der Erkrankung, der Inkubationsperiode, eine dritte Vermehrungsart der Plasmodiumkeime stattfinde: und zwar schließt er darauf aus dem verschiedenen Aussehen der Kerne in den Sporozoiten und in den jüngsten Keimen, welche man im Blutkörperchen nachweisen kann. Mir scheint diese Begründung nicht ausreichend; denn auch bei den anderen Telosporidien sehen wir oft den Kern des in eine Wirtszelle eingedrungenen Sporozoiten sich sehr bald verändern und vor allem eine mehr aufgelockerte Form annehmen.

Der Fieberausbruch trifft immer mit einer Vermehrungsperiode des Parasiten zusammen. Jedenfalls wird der erste merkbare Fieberausbruch erst dann erfolgen, wenn durch einige Generationen der Schizogonie eine hinreichende Anzahl von Blutkörperchen geschädigt ist.

Denn zwei der wichtigsten Symptome der Malaria: die Anämie und die sog. Melanämie, sind offenbar die Ausgangspunkte für die Beurteilung der Schädigung des infizierten Organismus.

Die Anämie kann bei heftigen Infektionen einen sehr hohen Grad erreichen. Der Mensch besitzt normalerweise im Kubikmillimeter Blutes über 5 Mill. rote Blutkörperchen. Die Zahl kann bis auf 500000 im Kubikmillimeter sinken. In 4 Tagen sinkt sie in manchen Fällen um 200000 im Kubikmillimeter (Kelsch nach Mannaberg). Dionisi konnte feststellen, daß ein einziger Anfall von Perniciosa dem Menschen 500000—1000000 Blutkörperchen pro Kubikmillimeter

kostet. In schweren Fällen, besonders beim sog. Schwarzwasserfieber der Tropen, kann der Verlust noch ein größerer sein und zur Hämoglobinurie führen. Unter Schwarzwasserfieber versteht man nämlich eine Erkrankungsform, welche wie eine sehr schwere Malaria verläuft, bei welcher aber gerade das spezifische Heilmittel gegen Malaria, das Chinin, Hämoglobinurie und Lebensgefahr auslöst. Nach mannigfachen Theorien über die Entstehung dieser Krankheitsform ist man jetzt zur Ueberzeugung gelangt, daß sie durch einen besonderen Zustand des durch starke Infektion mit Tropica beeinflußten Blutes des Erkrankten bedingt ist. Man hält sie also für eine spezielle Form schwerster Malaria. Nach Gonder und Rodenwald kann es nur auftreten, wenn die Milz vorhanden ist. Versuchstiere ohne Milz bekommen kein Schwarzwasserfieber.

Unter Melanämie versteht man die Erscheinung, daß sich im Blut und besonders in der Milz und anderen Organen schwarzes oder braunes Pigment ablagert; es ist dies das sog. Melanin, eben jenes Pigment, welches sich im Protoplasma des Parasiten aus dem Hämoglobin des roten Blutkörperchens bildet und welches mit den Restkörpern ausgestoßen wird. Im kreisenden Blut, noch mehr aber in den Organen, besonders der Milz und Leber, werden von Phagocyten (Leukocyten, Makrophagen, gewisse Endothelien) die Restkörper mit ihrem Pigment aufgenommen und das letztere in den Organen aufgespeichert.

Daß dies Melanin und der sonstige Inhalt der Restkörper keine Reservestoffe des Parasiten sind, geht schon aus ihrer Ausstoßung hervor. Es sind für den letzteren vielmehr unbrauchbare Stoffwechselprodukte, Fäkalien.

Phagocytose der Malariaparasiten durch die verschiedenen Formen von Leukocyten spielt offenbar eine nicht geringe Rolle. In den Malariakulturen (s. u. S. 934) ist sie in ausgiebigstem Maße beobachtet worden.

Offenbar enthalten die vorher geschilderten Symptome in sich auch die Ursachen zu dem dritten, wichtigsten und bekanntesten Symptom der Malaria, dem Fieber oder Fieberparoxysmus. Doch ist hier das Kausalverhältnis noch durchaus nicht vollständig aufgeklärt.

Das aber steht bereits fest, daß die Teilungsperiode der Parasiten den Fieberanfällen unmittelbar vorausgeht; es wurde dies schon von Golgi für die Tertiana und Quartana, von Marchiafava und Celli auch für die Perniciosa nachgewiesen.

Im einzelnen betrachtet, würde das bei der Tertiana sich folgendermaßen darstellen: Bei einem Infizierten tritt nach einer Inkubationsperiode, welche jedenfalls je nach der Zahl der in das Blut geratenen Sporozoiten verschieden lang dauern muß, der erste Fieberanfall auf. Dieser bezeichnet den Zeitpunkt, in welchem die Menge der Parasiten eine gewisse nicht näher bestimmte Höhe erreicht hat; gewöhnlich ist dies nach 8—12 Tagen der Fall. Zu der Zeit kurz vor dem Fieberanfall findet man im Blut vorwiegend Vermehrungsstadien des Parasiten. Die Sprößlinge gelangen dann ins freie Blutplasma und infizieren neue Blutkörperchen. Nachdem dies geschehen ist, tritt die fieberfreie Zeit ein. Der Parasit wächst heran, teilt sich wieder, und wenn die sämtlichen gleichaltrigen Individuen nach 48 Stunden wieder ihren Vermehrungsakt vollzogen haben, tritt der neue Fieberanfall ein. Wir haben also einen fieberfreien

Tag alternierend mit einem Fiebertag. Der Anfall kann von verschiedener Dauer sein, meist währt er einige Stunden.

Die schematische Fig. 945 mit der dazu gehörigen Fieberkurve veranschaulicht dieses Verhältnis.

Aehnlich ist es bei der Quartana, deren Parasit jedoch in Abständen von 72 Stunden zu je einer neuen Teilung schreitet; daher sehen wir bei dieser Malariaform auf einen Fiebertag stets zwei fieberfreie Tage folgen.

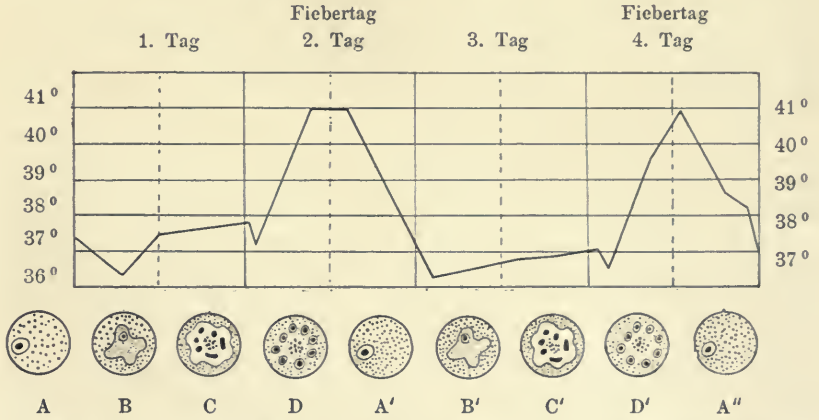



Fig. 945. Entwicklung von Plasmodium vivax, dem Tertianaparasiten, in ihrem Verhältnis zur Temperaturkurve des Patienten.

Es ist leicht einzusehen, daß eine zweite oder dritte Infektion des Kranken mit der gleichen Plasmodiumart das Bild der Krankheit bedeutend abändern kann, besonders dann, wenn die zweite Infektion so erfolgt, daß die von ihr gebrachten Parasiten ihre Vermehrung an einem der bisher fieberfreien Tage durchmachen. Nach dem Vorbild von Mannaberg können wir uns dies in folgender Weise leichter verständlich machen. Dabei bedeutet 0 den fieberfreien Tag, 1 die aus der ersten, 2 die aus der zweiten Infektion stammende Parasitendeszendenz usw. Die Klammern verbinden die zusammengehörigen Nummern.

$\overbrace{1\,0\,0\,1\,0\,0\,1\,0\,0\,1}$ usw. = Quartana simplex

$\overbrace{1\,0\,1\,0\,1\,0\,1\,0\,1}$ usw. = Tertiana simplex

$1\,\overbrace{2\,1\,2\,1\,2\,1\,2\,1}$ usw. = Tertiana duplex

$\overbrace{1\,2\,0\,1\,2\,0\,1\,2\,0\,1}$ usw. = Quartana duplex

$\overbrace{1\,2\,3\,1\,2\,3\,1\,2\,3\,1}$ usw. = Quartana triplex

Ganz ähnlich verhält es sich wohl bei der Tropica, der Laverania malariae. Hier ist wahrscheinlich die Dauer einer Generation auf 48 Stunden bemessen, so daß sie auch die Form einer Tertiana besitzen würde. Aber meist ist diese durch Mehrfachinfektionen und durch

die Heftigkeit der Erkrankung verdeckt, und wir sehen durch L. malariae fast stets eine Quotidiana, ein Fieber mit täglichen Anfällen, erzeugt.

In der Natur verlaufen natürlich alle diese Vorgänge durchaus nicht so glatt und gleichmäßig, wie im Schema. Die Einzelindividuen einer Generation machen ihre Teilung in Sprößlinge durchaus nicht alle gleichzeitig ab, sondern zum Teil nacheinander, wenn auch in sehr kurzen Intervallen. Wir können mehrere Stunden lang die betreffenden Stadien im Blut nachweisen; es dauert dann auch der Fieberanfall nicht nur einige Augenblicke, sondern mehrere Stunden, oft einen halben Tag lang (bei der Tertiana). Das verhütet allerdings eine Heftigkeit des Anfalls, dessen Plötzlichkeit der Körper kaum widerstehen könnte.

Daher ist auch bei der Malaria die Hämoglobinurie vergleichsweise selten, im Gegensatz zu dem Verhalten des Texasfiebers, bei welchem tatsächlich eine viel größere Anzahl von Blutkörperchen in kürzerem Zeitraum durch die Parasiten zugrunde gerichtet wird.

Wie mehrere Generationen der gleichen Art, so können beim Menschen und bei Anopheles Angehörige der verschiedenen Arten von Plasmodium gleichzeitig vorkommen. Es kann also beim Menschen Tertiana mit Quartana oder mit Tropica als Mischinfektion vorkommen usw.

Es wirken nach dem oben (S. 926) Gesagten neben der Zerstörung der Blutkörperchen und der dadurch hervorgerufenen Anämie auch Stoffwechselprodukte des Parasiten auf den Wirt ein, und man spricht von einer spezifischen Giftwirkung der Malariaplasmodien. Ja, es hat sich auch herausgestellt, daß die Virulenz bei Tropica, Tertiana und Quartana im einzelnen Fall sehr verschieden sein kann, so daß man giftigere und weniger giftige Stämme oder Rassen der drei Arten unterscheiden kann. Es zeigt sich dies darin, daß in einem Fall wenig Parasiten genügen, um eine schwere Krankheit hervorzurufen, während in anderen Fällen sehr zahlreiche Parasiten nur eine relativ schwache Erkrankung bedingen.

Es gibt aber unter den Menschen Individuen und selbst ganze Völker, welche gegen diese Giftwirkung unempfindlich sind, welche eine natürliche Immunität besitzen; man hat sofort daran gedacht, daß infolgedessen eine künstliche Immunität sich ebenfalls erzielen lassen müsse. Bekanntlich wird allerdings ein Erwachsener, welcher die Malaria übersteht, eher für eine Neuinfektion empfänglicher als ein Gesunder.

Aber nach Koch soll in denjenigen Gegenden der Tropen, wo die Erwachsenen gegen die Malaria immun sind, dieselbe eine Kinderkrankheit sein. Und es sollen die Kinder, welche sie überstehen, unempfindlich gegen sie werden und es als Erwachsene bleiben. Das würde eine bemerkenswerte Analogie mit dem Texasfieber sein (s. unten). Diese natürliche Immunität kann sich aber nur in solchen Gegenden entwickeln, in welchen infolge der klimatischen Verhältnisse Malaria das ganze Jahr hindurch vorhanden ist. Sie wird nur aufrecht erhalten durch fortgesetzte Neuinfektionen. Erwachsene Eingeborene aus solchen Gegenden (z. B. Gebieten in Neu-Guinea und Westafrika) verlieren ihre Immunität, wenn sie eine Zeitlang in malariafreien Gegenden verweilen; sie können wieder infiziert werden, wenn sie in die Heimat zurückkehren.

Natürlich entsteht eine solche Immunität niemals nach Chininbehandlung der Malaria.

Spontanheilung der Malaria ist bei kräftigen Individuen, nach nicht allzu schweren Infektionen nichts Seltenes; wenn eine neue Infektion vermieden wird, und der Erkrankte eine gesunde und kräftigende Lebensweise führt, verschwinden nach einiger Zeit die Parasiten vollkommen aus seinem Blut und seinen Organen.

Es ist dies, biologisch genommen, ein notwendiges Postulat; denn wenn alle ungeschlechtlichen Individuen nach einer Reihe von Teilungen zu Gametocyten geworden sind, ohne Gelegenheit zur Befruchtung zu finden, so sollten sie alle zugrunde gehen und vom menschlichen Organismus vertilgt werden. Dies geschieht offenbar auch in vielen Fällen, doch erhalten sich besonders die Makrogametocyten sehr lange lebensfähig (s. unten).

Perniciosakranke, welche aus den Tropen in unser Klima zurückgekehrt sind, enthalten in ihrem Blut nach einiger Zeit fast ausschließlich Gametocyten. Doch hängt dies offenbar auch von dem Zustande des Kranken ab; es scheint nach den Beobachtungen der Kliniker, daß für das Auftreten der geschlechtlichen Formen nicht nur die Zahl der durchlaufenden geschlechtlichen Generationen, sondern auch Zustände des Wirts von Einfluß sind.

Bei dem Zugrundegehen der Parasiten in den Heilungsprozessen spielt auch der Phagocytismus eine nicht geringe Rolle. Zum mindesten werden die geschwächten und abgestorbenen Plasmodien von den Phagocyten gefressen, aber man hat in solchen auch schon Teilungszustände gefunden. Auch werden die aus den roten Blutkörperchen hervortretenden jungen Malariaparasiten massenhaft von Freßzellen weggefangen.

Besonders interessant sind in biologischer Beziehung die Rezidive.

Es ist eine bekannte Erscheinung, daß auch ohne neue Infektion von der Malaria scheinbar Genesene, selbst in malariafreien Gegenden, nach längeren Intervallen wieder erkranken können. Während manche Forscher dies auf die in Phagocyten eingeschlossenen, nach ihnen zeitweise latenten Fortpflanzungsstadien zurückführen wollten, ist man in der neuesten Zeit geneigt, anders geartete Dauerformen anzunehmen. Die von Plehn beschriebenen eigenartigen Latenzformen, kleine geißeltragende Gebilde, welche auch Schaudinn wiedergefunden zu haben glaubte, werden von den meisten Autoren für Degenerationsstadien oder sonstige fremde Gebilde gehalten.

Dagegen glaubte Schaudinn nachgewiesen zu haben, daß die Vermutung Grassis begründet ist, welcher annahm, daß die Rezidive durch eine Parthenogenese der Makrogameten veranlaßt seien. Schaudinn hat gezeigt, daß sich in der Milz scheinbar geheilter Malariakranker oft noch zahlreiche Plasmodien nachweisen lassen, und daß die am längsten persistierenden Stadien Makrogameten sind. Er hat weiter angegeben, daß in Zeiten, in denen durch irgendwelche Schädigungen der Körper geschwächt ist, diese zurückgebliebenen Makrogameten einen Prozeß durchmachen, welcher an die Richtungskörperbildung, die sonst nur im Anophelesdarm erfolgt, erinnert. Sie erfolge aber nur unvollständig und werde zum Teil wieder rückgängig gemacht.

Im Gefolge dieses Prozesses werde aber der vorher vermehrungsunfähige Makrogamet von neuem zu einer intensiven Vermehrung befähigt, welche nach dem gewöhnlichen Typus der Schizogonie erfolge und zur erneuten Ueberschwemmung des Bluts mit dem Plasmodium führe (von Schaudinn angegeben für die Tertiana Fig. 946). Neuerdings gibt Neeb ähnliche Befunde für die halbmondförmigen Gameten des Tropicaparasiten an. Uebrigens ergaben Versuche v. Berenberg-Gosslers bei Affenmalaria, daß Verimpfung von Milzextrakt einer scheinbar ausgeheilten Mangabe auf eine gesunde zur Infektion der letzteren führte. Alle diese Angaben über Parthenogenese des Malariaparasiten werden aber neuerdings von guten Kennern der Malaria bezweifelt und bestritten.

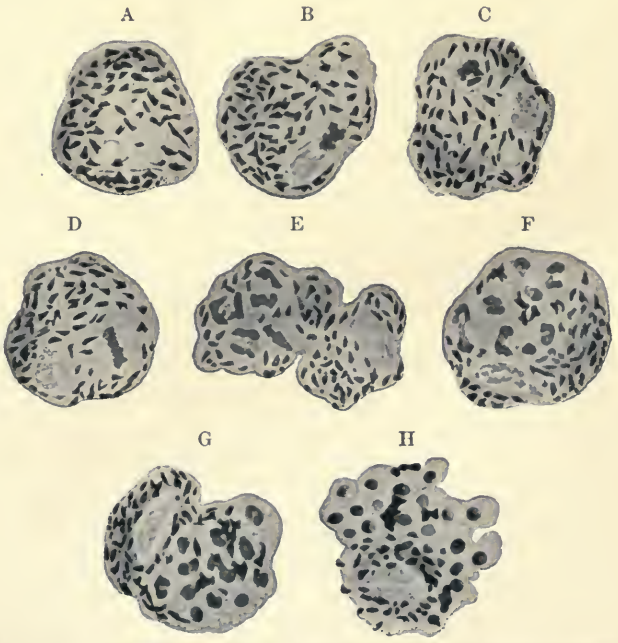



Fig. 946 A—H. Rückbildung und Schizogonie des Tertianmakrogameten 48 Stunden vor einem Rezidiv. A Makrogamet. B Differenzierung des Zellkerns in eine größere schwächer färbbare und eine kleinere stärker färbbare Partie. C Die stärker färbbare Partie wird abgetrennt und wird zum Teilungskern für die Schizogonie (D), während der blassere Kern schwillt, immer mehr abblaßt (E—H) und vielleicht mit einem beträchtlichen Teil des Plasmas zugrunde geht, ohne sich an der Schizogonie zu beteiligen. Vergr. ca. 2250. (Nach Schaudinn.)

Sumpffieber, die zweite deutsche Bezeichnung der durch die Plasmodien erzeugten Krankheit, der italienische Name Malaria und alle Erfahrungen der Aerzte seit alter Zeit weisen auf einen Zusammenhang der Erkrankung mit feuchten Orten, Sümpfen, Flußniederungen und flachen Küsten hin.

Die Brücke, welchen diesen Zusammenhang vermittelt, zu entdecken und die Einzelheiten der Beziehungen zwischen Bodenbeschaffenheit und Klima einerseits und der Malaria andererseits aufzuklären, war den englischen Aerzten Manson und vor allem Ross vorbehalten.

Die Uebertragung auf den Menschen erfolgt durch Stechmücken der Gattung Anopheles, und zwar ausschließlich durch Arten dieser Gattung.

Ross hatte als erster die Entwicklung von Proteosoma (also des Malariaparasiten der Vögel) in den Stechmücken der Gattung Culex nachgewiesen. Doch war es ihm anfänglich nicht geglückt, die Malariaparasiten des Menschen in Stechmücken überhaupt zur Entwicklung zu bringen. Wohl aber fand Ross bei anderen — jetzt als Anopheles bestimmten — Moskitos ähnliche Cysten, wie er sie bei mit Proteosoma infizierten Culexarten gefunden hatte.

Im weiteren Verlauf seiner Untersuchungen gelang es ihm, den ganzen oben im speziellen Teil dargestellten Zusammenhang, besonders für den Tropicaparasiten, nachzuweisen. Seinen Entdeckungen beim menschlichen Malariaparasiten waren aber die italienischen Malariaforscher zum Teil zuvorgekommen.

Ross' geniale Entdeckungen waren mit primitiven Hilfsmitteln erzielt und sind seiner echt englischen nachhaltigen Energie zu verdanken. Manches war dabei in zoologischer, vor allem cytologischer Beziehung unklar geblieben. Diese Lücken wurden ausgefüllt durch die sorgfältigen Untersuchungen Grassis, welcher unabhängig von Ross und zum Teil gleichzeitig mit ihm die „Moskitotheorie" der Malaria zum Gegenstand seiner Forschungen gemacht und gemeinsam mit anderen italienischen Forschern (Bignami, Bastianelli, Dionisi u. a.) auf breiter Basis die Zoologie der Malaria und außer dem Zeugungskreis des Tropicaparasiten auch denjenigen des Tertiana- und Quartanaparasiten studiert hatte. Grassi und seine Mitarbeiter haben als erste mit Sicherheit festgestellt, daß wenigstens in Italien nur Arten der Gattung Anopheles die Malaria übertragen. Die Entdeckungen von Ross und Grassi sind der Gegenstand heftiger literarischer Fehden gewesen; wie so oft bei wichtigen wissenschaftlichen Resultaten, hat sich auch in diesem Fall ein lebhafter Streit um die Priorität entfacht. Wir können uns heute wohl auf den Standpunkt stellen, daß Ross der erste war, welcher den Entwicklungskreis des Malariaparasiten erkannte, während der exakte wissenschaftliche Beweis und die genügende zoologische Darstellung zuerst von Grassi gegeben wurde. Die Forschungen von Rob. Koch und die weitblickenden, im Zusammenhang mit seinen Coccidien- und Hämosporidienuntersuchungen entwickelten Ideen Schaudinns brachten ungeahnte Klarheit in die früher so rätselhaften biologischen Zusammenhänge der Malariainfektion.

Die Stechmücken der Gattung Culex sind nach allen neueren Untersuchungen nicht imstande, die Infektion der Malaria zu verbreiten, da in ihnen die Plasmodiumarten sich nicht weiterentwickeln; man kann also nicht annehmen, daß sie gelegentliche Ueberträger sein könnten.

Von der Gattung Anopheles sind in Europa vier Arten als Ueberträger nachgewiesen worden, deren Unterschiede hauptsächlich an den Flügelzeichnungen erkennbar sind. Sie stehen sich offenbar sehr nahe, vielleicht ebenso nahe, wie die verschiedenen Menschenrassen, auf welche sie die Malariakeime übertragen.

Drei der Arten zeichnen sich besonders durch die Fleckung der Flügel vor den Culexarten aus, während die vierte keine solche Flecken besitzt. Von den Culexweibchen unterscheiden sich die-

jenigen von Anopheles durch die viel größeren Taster (vgl. Fig. 901 und 947). Bei sämtlichen Moskitos sind es ja nur die Weibchen, welche Blut saugen.

Die in Europa am weitesten verbreitete Anophelesart ist A. claviger Fabricius (synonym A. maculipennis Meigen) (Fig. 947). Sie kommt in Südeuropa in allen Malariagegenden vor, im nördlichen Europa ist sie ebenfalls weit verbreitet, ohne daß natürlich ihr Vorkommen auch das Vorkommen von Malaria bedingte. Die Unterschiede der vier Anophelesarten lassen die Figg. 947 und 948 erkennen. Alle italienischen Anophelesarten sind an der Uebertragung der Malaria beteiligt. Nach neueren Untersuchungen kommen in den Tropen auch andere Gattungen von Anophelinen als Ueberträger der Malaria in Betracht. Doch handelt es sich in all diesen Fällen eigentlich nur um Untergattungen der Gattung Anopheles, welche von

Fig. 947.

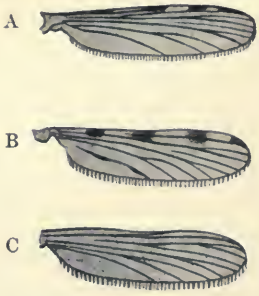



Fig. 948 A—C.

Fig. 947. Anopheles claviger Fabricius, der Ueberträger der Malaria. Die natürliche Größe ist 8—11 mm (inklusive Mundgliedmaßen). (Nach Grassi aus Lang.)

Fig. 948 A—C. Flügel der drei anderen europäischen Ueberträger der Malaria. A Anopheles superpictus Grassi. B Anopheles pseudopictus Grassi. C Anopholes bifurcatus Linné.

ihr nur durch untergeordnete Merkmale geschieden sind. So die „Gattungen“ Mansonia, Theobaldia. Nicht alle Moskitos vermögen Malaria zu übertragen, jedenfalls können es die Angehörigen der Gattungen Culex und Stegomyia nicht. Einige Formen, deren Tätigkeit zur Malariaübertragung nachgewiesen ist, sind Anopheles pseudopunctipennis Darl., Panama, Cellia albimana Wild., Westindien und Südamerika, Myzomyia Listoni List., Indien, M. funesta Giles, Westafrika, Myzorhynchus sinensis Wild., Asien, Nyssorhynchus annulipes Walker, Asien-Australien, N. Theobaldi Giles Indien, Pyretophorus costalis Loew Westafrika.

Schon durch die bedeutendere Größe lassen sich die Anophelesarten meist von Culex unterscheiden. In manchen Gegenden Italiens

sind sie schon von alters her als Zanzarone und Zanzare verschieden benannt. Leicht sind beide Gattungen zu unterscheiden, wenn man sie an senkrechten Mauern sitzend beobachtet. Es hält dann Culex den Leib stets mehr oder weniger parallel der Mauer, während der Leib von Anopheles in einem spitzen Winkel absteht (Fig. 949).

Die Anophelesarten unterscheiden sich in der ganzen Lebensweise von den Culexarten. Die Larven von Anopheles leben mit Vorliebe in Sümpfen, kleinen Tümpeln, seichten Gewässern, vor allen Dingen bevorzugen sie auch Orte, welche nicht so sehr von der Sonne beschienen werden.

Die fliegenden Anopheles entfernen sich selten weit von dem Ort ihrer Geburt; sie fliegen auch nicht hoch über dem Boden; es ist bekannt, daß in Malariagegenden hoch über dem Erdboden gelegene Wohnräume ziemlich sicher vor ihnen sind.

Sie sind sehr häufig in Gebüschen, Wäldern etc., kommen aber in die Ansiedelungen der Menschen und dringen in die Häuser. Sie sind meist nächtliche Tiere und stechen vorherrschend in den Stunden nach Sonnenuntergang und vor Sonnenaufgang. Auch abgesehen davon, daß die Uebertragung schon experimentell nachgewiesen ist, würden alle diese Tatsachen schon für einen Zusammenhang der Anopheles mit der Malaria sprechen.

Fig. 949 A und B. Schematische Umrisse, um die charakteristische Stellung von A Culex und B Anopheles an einer senkrechten Wand zu zeigen. (Nach Eisell.)

Während im allgemeinen normalerweise die Larven von Anopheles an der Malariaübertragung unbeteiligt sind, soll ausnahmsweise nach Schaudinn Vererbung der Parasiten durch Infektion der Ovarialeier stattfinden. Diese Angabe ist aber noch nicht einwandsfrei bewiesen, und die Stadien des Parasiten sind in den einzelnen Phasen der Entwicklung noch nicht aufgefunden worden.

Eine andere Uebertragungsweise der Malaria als durch die Moskitos kann es nach dem jetzigen Stand unseres Wissens nicht geben.

Auch auf die Stechmücken üben die in ihnen lebenden Parasiten einen Einfluß aus. Doch ist der Grad der pathogenen Wirkung auf sie nicht genau untersucht. Noch gibt es keine genauen Angaben über die vermutete Chininwirkung im Anopheleskörper auf den Malariaparasiten. Als ein Reaktionsprodukt des Schnakenkörpers auf die Parasitenoocysten sind die sog. „schwarzen Sporen“ zu bezeichnen (Fig. 950). Es sind dies braune oder schwarze Kugeln mit eigenartiger Struktur, welche an Stelle der Oocysten oft in Mengen die äußere Oberfläche des Mitteldarms bei Culex und Anopheles bedecken. Sie entstehen als Reaktionsprodukt des Schnakenorganismus und bestehen nach Brug aus Chitin, das um die Cystenreste ausgeschieden wird.

Vermutlich werden sie erst nach Entleerung der Oocysten gebildet. Brug bezeichnet sie als die Chitinkörperchen.

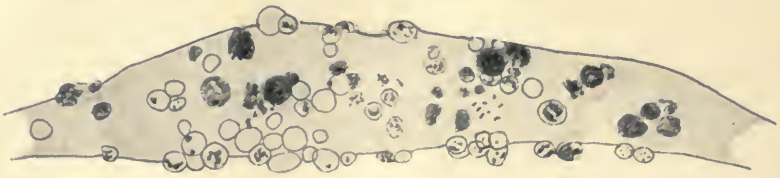


Fig. 950. Chitinkörperchen (sog. schwarze Sporen) auf der Außenfläche des Mitteldarms von Culex pipiens. (Nach Brug.)

Aus der gewonnenen Kenntnis von der Lebensgeschichte der Plasmodiumarten und ihrer Ueberträger hat man versucht, Maßnahmen der Prophylaxe abzuleiten. Es ist dies ein Gebiet, um welches sich besonders R. Koch hervorragende Verdienste erworben hat.

Man versucht den Kampf gegen die Malaria:

1) durch Vertilgung der Anopheles und ihrer Larven,
2) durch Schutzmaßregeln gegen die Stiche der Anopheles,
3) durch Mittel, welche im menschlichen Körper die Entwicklung der Parasiten verhindern.

Alle drei Methoden führen zu Resultaten; die besten werden sich ergeben, wo man alle drei vereinigen kann. Die erste wird sich aber nur an wenigen Orten sofort verwirklichen lassen; allerdings wird sie schon teilweise befolgt, indem man längst schon die Fiebergegenden zu entwässern sucht etc. In manchen abgegrenzten Gebieten, auf Inseln, Oasen etc., in der Umgebung von Tropenstädten hat sich mit der Beseitigung der Tümpel und der Bekämpfung der Anophelesbrut schon manches ausgezeichnete Sanierungsresultat erzielen lassen.

Die zweite Methode ist von Italienern und Engländern in Italien und anderen Ländern mit großem Erfolg angewendet worden. Sie bestand darin, daß die bedrohten Menschen nach Sonnenuntergang niemals ohne dichte Schleier und dicke Handschuhe ausgehen durften; die Häuser waren durch Räucherungen moskitofrei gemacht worden und wurden durch Gitter, Gaze und Vorhänge auch moskitofrei erhalten. Der Erfolg war glänzend.

Die dritte Methode ist die, daß man durch Chinin, das altbewährte Mittel gegen Malaria, die Parasiten im Blut des Menschen tötet. Einmal wird so der Ausbruch der Krankheit verhindert, indem jedesmal, nachdem ein Mensch gestochen wurde — oder die Möglichkeit dazu vorhanden war — Chinin gegeben wird. Dann aber kann man, indem man die Malariakranken konsequent mit Chinin behandelt, die Ansteckung der Anopheles verhindern. Auch wird wohl das mit dem Blut von den Anopheles gesaugte Chinin in diesen selbst weiter wirken und vielleicht ältere Generationen von Plasmodium töten können (?).

Alle diese Maßnahmen werden wohl zunächst die Malaria nur in den zivilisierteren Gegenden abnehmen machen. Aber die individuelle Prophylaxe durch Chinindosen und Absperrung der Moskitos ist wohl überall anwendbar.

Für den praktischen Mediziner, besonders in den Tropen, ist es natürlich erforderlich, zur Diagnose der Malaria im Blut des Patienten die Plasmodien nachweisen zu können. Ohne deren Nach-

weis kann heutzutage keine Malariadiagnose mehr als sicher gelten. Vielleicht sind auch viele jener Angaben über die Verbreitung der Malaria, welche sich scheinbar nicht gut mit der Uebertragung durch Anopheles vereinen lassen, auf Verwechslung mit anderen Krankheiten zurückzuführen.

Wir haben oben erwähnt, daß in manchen Gegenden der Tropen die erwachsenen Eingeborenen malariafrei sind; trotzdem erkranken die Europäer in solchen Gegenden heftig an der Malaria. Man glaubte daher früher, eine Rassenimmunität annehmen zu müssen. Nachdem aber festgestellt worden war, daß Eingeborene aus anderen Gegenden beim Einwandern ebenso wie der Europäer erkranken, ja daß die früher immunen Landesbewohner, wenn sie eine Zeitlang außerhalb des Landes geweilt hatten, diese Immunität verlieren, mußte man diese Idee aufgeben.

Die Kochsche Entdeckung der Kindermalaria, welche seither von Dutton, Dempwolff u. a. bestätigt worden ist, hat die Quelle der stets drohenden Malariainfektionen in solchen Gegenden in infizierten Kindern nachgewiesen.

So wurden auch die Versuche wieder aufgegeben, in irgendeinem anderen Wirbeltier den eigentlichen und ursprünglichen Wirt der menschlichen Malaria zu finden. Eine Zeitlang hatte man angenommen, daß die in Fledermäusen und anderen Säugetieren, vor allem in niederen und höheren Affen (auch Menschenaffen) gefundenen Plasmodien von den Anophelinen auf den Menschen übertragen werden könnten. Diese Annahme hat man jetzt verlassen, und man ist allgemein geneigt, die in den verschiedenen Tierformen gefundenen Plasmodien für spezifisch zu halten; man hält sie für auf ihren Wirt jeweils beschränkte Arten und hat für sie auch, wie oben im speziellen Teil auseinandergesetzt wurde, morphologische und sonstige Merkmale festgestellt, welche sie untereinander und von den Plasmodiumformen des Menschen unterscheiden.

Immerhin muß betont werden, daß diese Frage noch nicht hinreichend geklärt ist. Es ist zwar in einer Reihe von Fällen gezeigt worden, daß die agamen Stadien des Blutes sich nicht von einer Wirtsspecies auf die andere übertragen lassen, auch mit Hilfe der Stechmücken ist dies nicht gelungen. Auch hat sich erwiesen, daß die einzelnen Plasmodien sich nur in bestimmten Stechmücken entwickeln. Es ist aber recht wohl möglich, daß wir vorläufig noch nicht die richtige Versuchsanordnung kennen, um eine Uebertragung zu erzielen, und daß zu einer solchen ganz besondere Vorbedingungen erfüllt sein müssen.

Im Zusammenhang damit ist es angebracht, nochmals kurz auf die Unterscheidung der Plasmodiumarten zurückzukommen. Für die bei so vielen verschiedenen Vögeln vorkommenden Plasmodien und für die Parasiten der Affen ist man durchaus noch nicht entschieden, wie viele Arten zu unterscheiden sind. Für die Malariaparasiten des Menschen ist man im Laufe der Zeit zur Unterscheidung von drei Formen gelangt, welche drei verschiedene Krankheitsformen erzeugen. Diese drei Formen haben eine sich durchaus nicht vollkommen deckende Verbreitung, wie aus der Karte Fig. 950a hervorgeht.

Wie S. 912 erwähnt worden ist, sind manche Autoren geneigt, anzunehmen, daß die bisher als Tropicaparasit bezeichnete Form einen Sammeltypus darstellt, in welchem verschiedene gesonderte Arten vereinigt seien, und andererseits nehmen so bedeutende Autoritäten

wie Laveran an, daß die drei allgemein unterschiedenen Malariaparasiten (Tropica, Tertiana, Quartana) nur einer einzigen „polymorphen“ Art angehören. Unsere gegenwärtigen Kenntnisse sprechen aber gegen diese Annahme.

Vielleicht werden die neueren Untersuchungen, welche zur Züchtung der Malariaparasiten auf künstlichen Nährböden im Reagenzglas führten, auch die Trennung der Gattungen und Arten erleichtern.

Wir haben schon früher im Kapitel über Technik der Protozoenuntersuchung die Tatsache der Züchtbarkeit von Malariaparasiten in vitro erwähnt und die angewandten erfolgreichen Methoden beschrieben.

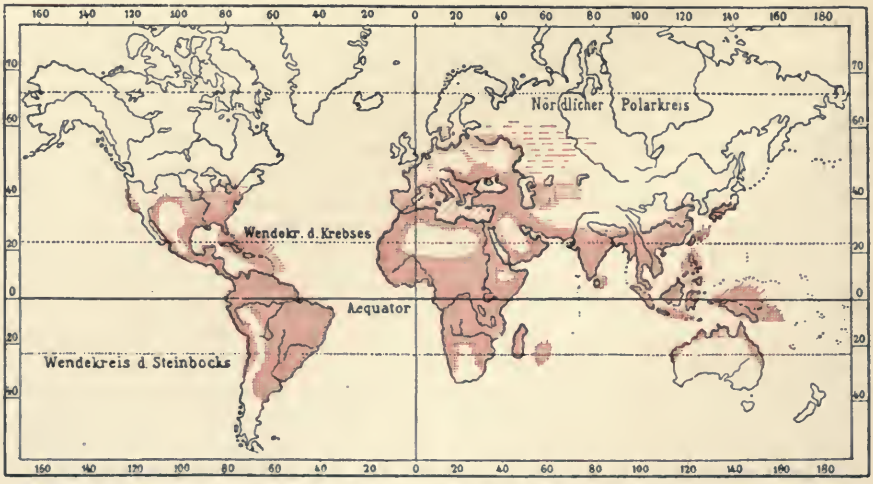



Fig. 950 a. Verbreitung der Malariafieber des Menschen auf der Erdoberfläche.

Aus den Versuchen geht hervor, daß die Malariaparasiten aller drei Fieberarten sich zum Teil tagelang in der Kulturflüssigkeit züchten lassen. Sie vermehren sich, infizieren neue Blutkörperchen, bilden Gametocyten, welche reifen und sich befruchten. Aus den entstandenen Ookineten bilden sich Cysten, welche Sporozoiten erzeugen.

Die Züchtung in der Kultur ermöglicht es, alle möglichen Tatsachen genauer zu erforschen, welche im Blut des Menschen schwer zu übersehen waren. So erhält man in den Kulturen nebeneinander alle Schizogoniestadien des Perniciosa-Parasiten, welche beim Malariakranken in den inneren Organen ablaufen und daher der Erforschung so schwer zugänglich sind.

Alle drei Arten von Malariaparasiten entwickeln sich gut und typisch in solchen Kulturen. Das spricht für die Annahme, daß es sich wirklich um drei verschiedene Arten handelt. Sie entwickeln sich vollkommen so, wie im Menschenblut; sie sehen genau so aus wie dort und vermehren sich ebenso. Sogar die Schüffnersche

Tüpfelung (vgl. S. 914) bei der Tertiana und die Maurersche Fleckung (vgl. S. 905) beim Perniciosaparasiten stellt sich auch in den Kulturen ein. Nur scheint es, daß Wachstum und Vermehrungsintensität bisweilen gesteigert sind. So wurden bei Perniciosa bis zu 32 Merozoiten gezählt. Auch die Vermehrungszeiten sind manchmal etwas beschleunigt. Im allgemeinen werden aber durch die bisherigen Versuche die bekannten, aus der Beobachtung der malariakranken Menschen erschlossenen Vermehrungszeiten von 48 und 72 Stunden für Tertiana und Quartana bestätigt. Es scheint, als ob durch die Kulturen nun endlich die Möglichkeit gegeben wäre, die Vermehrungszeit bei der Perniciosa exakt zu bestimmen.

Man konnte auch bereits feststellen, daß die Entwicklungsdauer der Gametocyten (der Halbmonde) bei Perniciosa 4—5 Tage dauert (Ziemann). Ziemann glaubt in den Kulturen schon Belege für die alte Annahme zu finden, daß es zwei verschiedene Typen von Perniciosaerregern gäbe. Es hat beobachtet werden können, daß der Aufenthalt des Merozoiten außerhalb der roten Blutkörperchen im Blutplasma nur ganz kurz dauert.

Ziemann hat empfohlen, in malariaverdächtigen Fällen, in denen Parasiten im peripheren Blut sich nicht nachweisen lassen, die Kulturmethode zur Anreicherung der Parasiten anzuwenden. Für die Anlage der Kulturen ist es vorteilhaft, dem Patienten Blut etwa 2 Stunden nach einer Mahlzeit zu entnehmen, da sie dann am besten gedeihen.

Fig. 951 a—f. Tropicaparasit in künstlicher Kultur. a und b Angebliche Sporogonie. c Junger Sporozoit, in Blutkörperchen eindringend. d und e Deren Entwicklung. f Anhäufung von solchen. Vergr. 2000. (Nach Perekropoff.)

Perekropoff (1914) ist es sogar gelungen, mit seinen abgeänderten Methoden (vgl. S. 373) die Gametocyten bis zur Reifung zu züchten und sogar wahrscheinlich Befruchtung zu erzielen. Die Angaben über letztere sind nicht klar und geben zu Zweifeln Anlaß. Reifungsstadien der Gametocyten wurden nicht beobachtet. Der Verfasser glaubt Ookineten beobachtet zu haben, die einen Teil ihres Pigments ausstießen. Sie sollen in Erythrocyten sitzen, dort sich abkugeln und wachsen. Sie sollen schließlich einen Durchmesser von 9—10 μ erreichen. In ihnen erfolgt Teilung, und aus den Oocysten sollen zahlreiche Sporozoiten hervorkriechen, welche neue Blutkörperchen infizieren und in ihnen wachsen.

Die Kultur wurde 132 Stunden ($5^1/_2$ Tage) fortgesetzt und lieferte noch den Anfang einer 5. Generation, wobei die Dauer einer Generation auf 27 Stunden angesetzt wurde. Der Autor behauptet, auch

Parthenogenese von Makrogameten beobachtet zu haben. Er glaubt auch, durch seine Beobachtungen bewiesen zu haben, daß bei schweren Malariaerkrankungen im Blut des Kranken Kopulation der Gameten und Weiterentwicklung stattfinden kann.

Die Darstellung Perekropoffs ist sehr unklar und seine Beobachtungen sind von ihm offenbar nicht vollkommen verstanden. Auch sind manche Stellen wegen der mangelhaften Beherrschung der deutschen Sprache durch den Verfasser nicht verständlich.

Auf alle Fälle kann man aber aus seiner Darstellung entnehmen, daß in künstlicher Kultur die Malariaparasiten viel weiter gezüchtet werden können, als man bisher annahm, und daß sie Stadien erreichen, welche im Blut der Malariakranken normalerweise nicht erreicht werden und womöglich solchen entsprechen, welche sonst im Körper des Anopheles sich finden.

Jedenfalls eröffnen die Malariakulturen die Aussicht, viel tiefer und exakter, als es bisher möglich schien, in die Naturgeschichte dieser bemerkenswerten und wichtigen Parasiten einzudringen.

## Anhang: **Die Babesien.**
(Piroplasmen.)

Die Babesien sind eigenartige Zellparasiten der roten Blutkörperchen, deren Natur und Verwandtschaftsverhältnisse immer noch nicht aufgeklärt sind. Es sind außerordentlich kleine Organismen, welche selten einen Durchmesser von mehr als 5 μ erreichen. Infolgedessen sind feinere Strukturen schwer zu untersuchen.

Es lag nahe, diese Parasiten der roten Blutkörperchen mit den Hämosporidien in Beziehungen zu setzen. Nicht nur sehen sie den Malariaparasiten ähnlich, sondern sie werden auch durch Arthropoden (Zecken) auf ihre Wirbeltierwirte übertragen.

Die verschiedenen Untersucher sind denn auch von der Vorstellung der Hämosporidienverwandtschaft bei der Beurteilung ihrer Befunde stark beeinflußt worden. Bei kritischer Betrachtung der bisher bekannten Tatsachen muß hervorgehoben werden, daß ein Beweis der Hämosporidienverwandtschaft der Babesien nicht mit Sicherheit erbracht ist; im Gegenteil, die neueren Befunde sprechen eher dagegen, ohne uns über die systematische Stellung der eigenartigen Formen in anderer Weise aufzuklären.

Ein wesentlicher Unterschied gegenüber den Hämosporidien ist der Mangel an Pigment. In einer Babesia hat man noch nie dem Melanin der Malariaparasiten ähnliches Pigment gefunden.

Auch ist der feinere Bau des Körpers noch nicht mit Sicherheit erforscht, so daß alle Vergleiche unvollkommen sind. Färbbare Bestandteile im Plasma werden wohl mit Recht als Zellkern gedeutet. Manche Abbildungen der Autoren scheinen zur Annahme zu berechtigen, daß es sich um einen Karyosomkern handelt. Einwandfreie Teilungsbilder des Kerns sind noch nicht beobachtet. Neben dem Kern findet sich oft im Plasma ein weiterer färbbarer Körper von unregelmäßiger Form und Größe. Er wird — wohl mit Unrecht — von manchen Autoren als Blepharoplast angesehen. Auch diese Deutung ist nur durch den Vergleich mit anderen Blutparasiten und die jetzt widerlegte Theorie der Abstammung der Hämosporidien von Trypanosomen veranlaßt gewesen.

Ebenso sind die Deutungen der im Blut vorkommenden Stadien als Angehörigen zweier Generationen, einer geschlechtlichen und einer ungeschlechtlichen, nur theoretisch begründet. Gesicherte Tatsachen, welche diese Annahme begründeten, liegen nicht vor. Ich war selbst der erste, welcher die Deutung der bei vielen Arten nachgewiesenen großen birnförmigen Stadien als Gametocyten vorschlug. Es lag nahe, oft in Teilung gefundene kleinere, ebenfalls in den Blutkörperchen vorkommende Stadien als agame Generation anzusehen.

Fig. 952 a—h. Stadien der Babesia canis im Hundeblut. a Junges Stadium. b Vorbereitung zur Teilung. c—e Teilungsstadien. f Zwei aus Teilung hervorgegangene Birnformen. g Vier Birnformen in einem Blutkörperchen. h Gleichzeitige Teilung von Individuen. Vergr. 2000. (Nach Schuberg u. Reichenow.)

Sowohl bei den birnförmigen als bei den kleinen Formen hat man gewöhnliche Zweiteilung und multiple Teilung beobachtet, an konservierten Präparaten und im Leben. Beide gehen oft unter dem Bild einer Knospung vor sich.

Begeißelte Formen sind gelegentlich in Präparaten und angeblich auch lebend beobachtet worden. Sie sind weiter unten abgebildet. (Fig. 957). Mir scheinen die Angaben nicht hinreichend gesichert, um auf ihnen den Zusammenhang der Babesien mit Mastigophoren zu begründen. Vielleicht gehörten die begeißelten Stadien zu anderen Organismen.

So scheinen mir denn zusammenhängende Darstellungen der Lebensgeschichte dieser Organismen noch nicht zulässig. Die bisher festgestellten Tatsachen sind besser im Zusammenhang mit den einzelnen Gattungen und Arten zu erörtern.

Immerhin sei hier in Kürze angeführt, was von Tatsachen bekannt ist, welche auf die Möglichkeit einer geschlechtlichen Fortpflanzung in der Zecke hinweisen. Was man von Theileria über solche Stadien weiß, ist unten S. 950 geschildert. Bei den eigentlichen Babesien sind unsere Kenntnisse noch geringer. Ob Gameten überhaupt vorkommen, ist nicht nachgewiesen: Jedenfalls sind die birnförmigen Stadien nicht ohne weiteres als solche zu bezeichnen. Die meisten birnförmigen Stadien sind wohl sicherlich Agameten. Ob

einzelne von ihnen oder andere Formen als Gameten angesehen werden dürfen, ist ganz unsicher.

R. Koch und Christophers haben bei B. bigemina und canis Stadien in der Zecke beobachtet, welche als Stufen eines Zeugungskreises von ihnen angesehen werden. Im Zeckenmagen bilden birn-

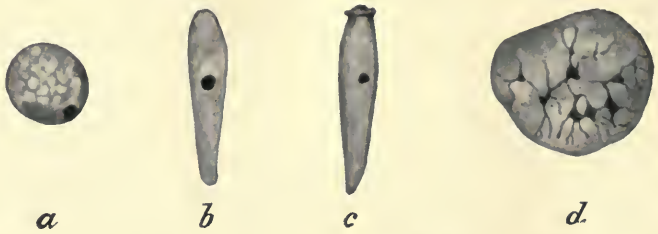



Fig. 953 a—d. Babesia canis (P. u. G.-V.). Entwicklungsstadien aus der Zecke, deren Deutung noch unsicher ist. a Eventuell befruchteter Makrogamet. b u. c Die zwei Formen von Ookineten. d Multiples Teilungsstadium, welches vermutlich die Stadien liefert, die der Neuinfektion dienen. (Nach Christophers aus Hartmann.)

förmige (?) Stadien sich zu sternförmigen Gebilden um (Fig. 954), deren strahlenähnliche Fortsätze an Pseudopodien erinnern. Solche treten nach Kleine auch in Reagenzglaskulturen auf. Sie sollen sich vielleicht teilen oder kopulieren. Anhaltspunkte für solche Erscheinungen liegen aber kaum vor. Ja andere Untersucher halten diese Stadien für Degenerationsprodukte.

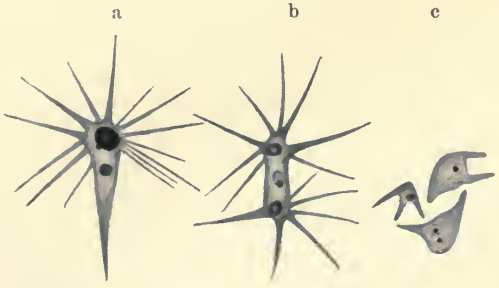



Fig. 954 a—c. Amöboide Stadien (Sternformen) von Babesien in Zecken. a u. b von Babesia bigemina. (Nach R. Koch.) c von B. canis. (Nach Christophers.) Vergr. 2000.

Doch wird auch angenommen, daß sie in die Darmwand einwandern, heranwachsen, große Kugeln liefern, die eventuell in viele kleine Sprößlinge zerfallen. Aus diesen letzteren, oder auch vielleicht ohne Einschaltung des Kugelstadiums sollen die keulenförmigen Bildungen hervorgehen, welche als Parasiten in den verschiedensten Geweben der Zecken gefunden worden sind. Diese keulenförmigen Gebilde sollen herangewachsen, nach Christophers sich abkugeln, eine Sporogonie durchmachen, unter Umständen die Speicheldrüsen befallen und von diesen aus die neue Infektion vermitteln. Er glaubt in Zeckenspeicheldrüsen solche Sporozoiten gefunden zu haben.

Dieser ganze Entwicklungsgang würde ja nach dem Schema der Hämosporidienentwicklung sehr einleuchten. Doch ist er nicht experimentell bewiesen. Die Stadien sind sehr unvollkommen untersucht und abgebildet, so daß man sich über ihre Zusammenhänge nur ganz allgemeine Vorstellungen machen kann. Bei den bisherigen Untersuchungen ist der Bau der Zecken kaum berücksichtigt und vor allem ihr innerer

Umbau bei den Häutungen nicht in Betracht gezogen. Ueber den Weg im Körper der Zecke, die Infektion der Ovarialeier, den Weg in der jungen Zecke usw. ist noch gar nichts bekannt.

Es können also der Entwicklungsgang und der Infektionsweg sich einmal ganz anders herausstellen, als man bisher annimmt.

Zu den Babesien werden eine ganze Reihe von Arten gestellt, die man in einige Gattungen verteilt hat. Während für die Babesia- und Theileriaarten die nahe Zusammengehörigkeit erwiesen ist, sind einige andere Formen, wie Toxoplasma etc. nur vorläufig hier untergebracht, da Vorkommen und Aussehen dies rechtfertigen, bis eine genanere Untersuchung des Zeugungskreises vorliegt.

Auch bei Babesien gelang Kultur auf künstlichen Nährböden im Reagenzglas; zu diesem Zweck versetzt man 10 ccm infizierten Blutes mit 0,2 ccm 50-proz. Dextroselösung oder auch mit 0,2 Natrium citricum + 0,85 NaCl, defibriniert, befreit durch Zentrifugieren von den Leukocyten und überträgt in Reagenzröhrchen mit inaktiviertem Dextrose-Blutserum (resp. Natriumcitricum-Blutserum) des betreffenden Wirts. Die Kulturen hält man bei Zimmertemperatur oder zwischen 37° und 40° C, am besten bei 37° C.

Dann halten sich die Kulturen lange, lassen sich durch Ueberimpfung in neue Kulturgläser weiterzüchten und behalten ihre Virulenz für ihre Wirte. In den Kulturen vermehren sie sich stark; es treten dieselben Formen, wie im peripheren Blut auf, also Birnformen, amöboide, Kugel- und Ringformen.

Auch bei den Babesien versprechen die Kulturen mancherlei Aufschlüsse über Fortpflanzung und Zugehörigkeit dieser merkwürdigen Organismen.

## Gattung: **Babesia** Starcovici.

1893 Babesia Starcovici, in: Centralbl. f. Bakteriol. Vol. 14. p. 1.
1893 Pyrosoma Th. Smith and Kilborne, in: Bull. Dep. Agric. Animal Industry. No. 1. p. 67.
1895 Apiosoma Wandolleck, in: Centralbl. f. Bakteriol. Vol. 17. p. 554.
1895 Piroplasma W. H. Patton, in: American Naturalist. Vol. 29. p. 498.
1912 Die Babesien, H. Olwig und P. Manteufel, in: Handbuch der pathogenen Protozoen. Bd. 2.

Die Babesien sind unpigmentierte Parasiten der roten Blutkörperchen von Säugetieren, welche durch Zecken übertragen werden.

Fig. 955 A—D. Babesia canis. A Ringform. B Außen am Erythrocyten ansitzendes Stadium. C Kernteilungsvorgänge. D Individuum mit zwei färbbaren Massen. (Nach Kinoshita.)

Die meisten Babesien sind in zwei verschiedenen Erscheinungsformen beschrieben worden. Man hat rundliche resp. amöboide Formen und meist größere birnförmige Stadien jeweils bei derselben Art beschrieben. Die ersteren erinnern sehr an die agamen Stadien

der Plasmodien; wie letztere, sind sie durch Vorhandensein einer Vakuole im Innern oft ringförmig. Ihr Umriß kann rund oder lappig sein; Pigment enthalten sie keines. Sie besitzen einen Kern, der vielleicht einen Binnenkörper enthält. Durch dessen Teilung wird die Babesia zweikernig und zerfällt dann in Tochtertiere. Ob multiple Teilung vorkommt, ist unsicher. Ferner wird das regelmäßige Vorkommen einer zweiten Masse färbbarer Substanz angegeben, welche von vielen Autoron ohne genügenden Grund für einen Blepharoplast erklärt wird.

Die birnförmigen Stadien sind relativ groß; ihr Körper ist regelmäßig in eine Spitze ausgezogen. Sie finden sich im Blutkörperchen in der Einzahl, öfter noch zu 2, 4, 8 und eventuell größeren Zahlen. Auch bei diesen birnförmigen Stadien ist Vermehrung, und zwar durch eine Art von Längsteilung, nachgewiesen. Von verschiedenen Autoren wird angegeben, daß die amöboiden Stadien auf den roten Blutkörperchen äußerlich ansitzen, während die birnförmigen Stadien im Innern derselben sich befinden. Nach anderen sind es nur die jungen Stadien, welche beim Eindringen in die Erythrocyten vorübergehend äußerlich angeheftet sind (Fig. 955 B).

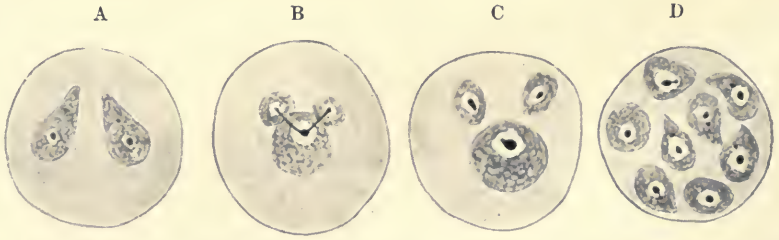



Fig. 956 A—D. Babesia canis (P. u. G.-V.). Stadien aus den roten Blutkörperchen des Hundes, welche die zwei Kerngebilde deutlich zeigen. Vergr. ca. 2000. A Doppelinfektion. B—C Multiple Knospung. D 8-fache Infektion eines roten Blutkörperchens. (Nach Breinl und Hindle.)

Die Annahme, daß sich Babesien direkt in Trypanosomenstadien umwandeln können, wie man auf Grund von Kulturergebnissen eine Zeitlang glaubte, ist als endgiltig widerlegt zu betrachten. Es handelte sich bei diesen Befunden um Doppelinfektionen von Rindern mit Babesien und jenen Trypanosomen der T. Theileri-Gruppe (vgl. S. 524), welche oft in so geringer Zahl auftreten, daß nur Kultur im künstlichen Medium ihre Anwesenheit enthüllt.

Es ist aber von verschiedenen Autoren angegeben worden, daß dennoch geißeltragende Formen im Blut des Wirbeltieres vorkommen. Nuttall und Graham Smith haben solche beobachtet. Sie sahen kleine birnförmige Stadien im Innern der Erythrocyten rotierende Bewegungen ausführen und aus denselben herausschlüpfen, wobei die Blutkörperchen oft verletzt und zerstört wurden. Die freien Parasiten zeigten eigenartige Bewegungen und schwammen lebhaft, ziemlich rasch umher. Scheinbar waren diese Bewegungen durch eine Geißel bedingt (welche allerdings auf den Figuren nicht wie ein normales Gebilde aussieht und wohl ein Produkt der Präparationstechnik war). Oft sieht man freie Parasiten (und zwar solche von Birnform) wieder in Erythrocyten eindringen, wobei das stumpfe Ende vorausgeht; sie kugeln sich ab, werden amöboid und wachsen. Dann können sie von

neuem birnförmig werden, ausschlüpfen und ein neues Blutkörperchen infizieren; oder sie teilen sich durch eine Art Knospung, nachdem sie zu einer beträchtlicheren Größe herangewachsen sind, und bilden zwei (eventuell mehr) Birnformen. Letztere hängen zunächst noch zusammen, trennen sich dann, schlüpfen aus und infizieren neue Blutkörperchen. Nach Nuttall und Graham Smith hätten die Birnformen nichts mit Gameten zu tun; letztere wären noch unbekannt, wenn nicht etwa die unten beschriebenen amöboiden Bildungen in den Zecken als solche zu deuten sind, was vorläufig nicht wahrscheinlich ist.

Breinl und Hindle machen über die begeißelten Stadien folgende Angaben (bei B. canis): Wenn man einen Hund ohne Anwendung von Chloroform zu der Zeit tötet, in welcher die Krank-

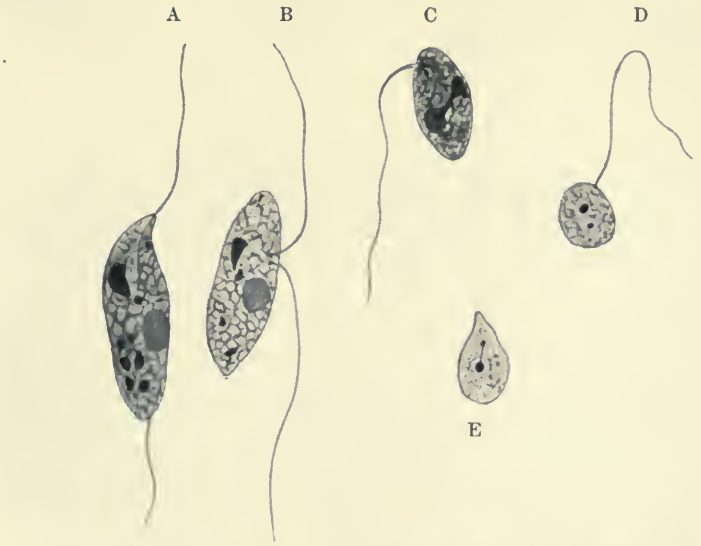



Fig. 957 A—E. Babesia canis. Angebliche geißeltragende Stadien. A und B ev. Teilungsstadien mit zwei Geißeln. C und D Eingeißelige Stadien. E Stadium mit Fibrille zwischen Kern und Blepharoplast. (Nach Breinl und Hindle.)

heit ihren Höhepunkt erreicht hat und der Hund ohnehin bald sterben würde, so kann man im Herzblut nach dessen Vermischung mit der gleichen Menge 2,5—5-proz. Natrium citricum-Lösung lebhaft bewegliche Individuen mit langer Geißel beobachten. Diese sind sehr schwer gut zu konservieren; gelingen die Präparate jedoch, so zeigen sie, daß die Geißel vom „Blepharoplast“ entspringt (Fig. 957). Diese Gebilde sind in Aussehen und Bau so verschieden von den anderen Stadien der Babesien, daß ihre Zugehörigkeit zum Zeugungskreis der Babesien sehr zu bezweifeln ist. Zudem haben andere Autoren nichts derartiges beobachtet.

Schuberg und Reichenow bestätigen das Eindringen birnförmiger Parasiten mit dem stumpfen Ende voran in die roten Blutkörperchen. Sie nehmen an, daß die amöboiden Stadien außen auf den roten Blutkörperchen sitzen, und daß die birnförmigen Stadien sich in deren Innern befinden. Als Beweis für diese Annahme dienen

die Bohrbewegungen der birnförmigen Stadien und die eigenartigen Formen der Teilungsstadien, welche bei der Teilung die Membran des Blutkörperchens durchdringen sollen. Auch sie leugnen die Blepharoplastnatur des zweiten färbbaren Körpers und halten ihn eher für einen Nucleolus.

Aus allen Beobachtungen scheint zu folgen, daß birnförmige Stadien die roten Blutkörperchen infizieren, in ihnen amöboid und dabei rund oder ringförmig werden. Sie teilen sich dann, wobei die Bilder infolge der Wachstumsbehinderungen durch die — vielleicht von ihnen durchbohrte — Membran oft an Knospungen erinnern. Sie können sich im gleichen Blutkörperchen wiederholt teilen, so daß 2, 4, 8, 16 bis 21 Parasiten gleichzeitig in einem solchen vorkommen. Vor der Teilung nehmen die Parasiten stets amöboide Gestalt an, um nach der Teilung wieder zur Birnform zurückzukehren. Die Birnformen wandern aus und infizieren neue Blutkörperchen.

Was über die Fortpflanzung der Babesiaarten im Zeckenkörper bekannt ist, wurde oben im Allgemeinen Teil über Babesien mitgeteilt.

Die Uebertragung sämtlicher Babesien findet, wie mehrfach erwähnt, durch Zecken statt. Und zwar sind dabei in den verschiedenen Gegenden der Erde und bei der Uebertragung der verschiedenen Babesiaarten verschiedene Gattungen und Arten dieser Arthropoden tätig. In ihnen müssen die erwähnten Umwandlungen der Parasiten vor sich gehen, welche eine gewisse Zeit beanspruchen. Denn es erfolgt (mit Ausnahme von Theileria parva) die Infektion nicht durch die Zecke, welche das infizierte Blut gesaugt hat, sondern durch deren Nachkommenschaft. Es werden also offenbar die Ovarialeier infiziert und so die Krankheit vererbt. Und zwar vermögen die jungen erblich infizierten Zecken die Krankheit nicht sofort zu übertragen, sondern erst nach Ablauf einer gewissen Zeit; meist sind sie während der ganzen Larven- und Nymphenzeit nicht infektiös und übertragen erst, wenn sie nach der zweiten Häutung erwachsen sind.

Die Unterscheidung der Babesiaarten ist unsicher und hauptsächlich auf die Verschiedenheit der Wirte, die Nichtübertragbarkeit auf fremde Wirte, die Größenverhältnisse etc. begründet.

### 1. **Babesia canis** (Piana u. Galli-Valerio).

1895 Pyrosoma bigeminum var. canis Piana e Galli-Valerio, Su di un'infezione di cane con parassiti endoglobulari nel sangue. In: Moderno Zooiatro. No. 9. p. 163.
1899 Piroplasma canis Labbé, in: Tierreich. 5. Lief. Sporozoa. p. 128.
1902 Nocard et Motas, Contribution à l'étude de la piroplasmose canine. In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 16. p. 257.
1904—1907 Nuttall and Graham-Smith, Canine Piroplasmosis I—VI. In: Journ. Hygiene. Cambridge. Vol. 4—7.
1907 Kinoshita, Untersuchungen über Babesia canis. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 8. p. 294.
1907 Christophers, S. R., Piroplasma canis and its life-cycle in the tick. In: Sci. Mem. by Offic. of the Med. and Sanit. Dptmt. India. N. S. No. 29. Calcutta.
1908 Breinl and Hindle, Contributions to the morphology and life-history of Piroplasma canis. In: Ann. trop. Med. and Parasit. Vol. 2. p. 233.
1912 Schuberg, A., und Reichenow, E., Ueber Bau und Vermehrung von Babesia canis im Blute des Hundes. In: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamte. Vol. 38. p. 415.

Babesia canis, die größte der bekannten Arten, ist jetzt wohl die am genauesten untersuchte Form der Gattung, vgl. die allgemeine Darstellung der Gattung oben S. 939. Wesentliche morphologische Unterschiede gegenüber B. bovis konnten nicht festgestellt werden, doch mißlangen Uebertragungsversuche auf andere Tiere als Hunde. Daher wird an der Selbständigkeit der Art festgehalten.

Babesia canis mißt meist 2—4 μ im Durchmesser; doch sind kleine Stadien von 0,7 und große bis zu 5 μ gemessen worden.

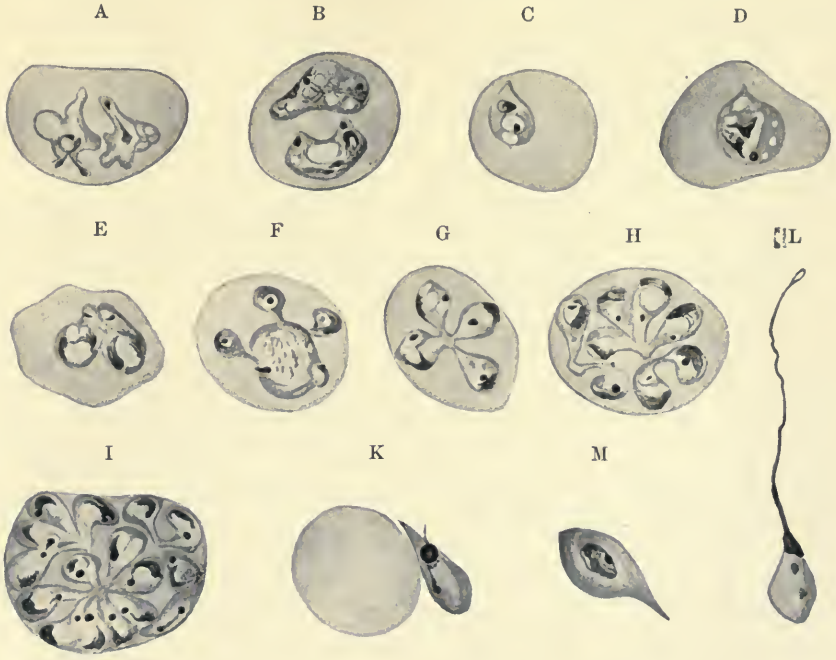



Fig. 958 A—M. Babesia canis. A. u. B Amöboide Stadien. C Junge, D erwachsene Birnform. E Teilung der Birnform. F Teilung einer amöboiden Form. G, H, I Infektion je eines Erythrocyten mit 4, 8, 16 Birnformen. K u. L Stadien, welche als Mikro-, M solche, welche als Makrogameten gedeutet werden. Vielleicht freibewegliche Parasiten. (Nach Kinoshita.)

B. canis wird ebenfalls durch Zecken übertragen, und zwar in Südafrika durch Haemophysalis Leachi Aud., in Indien und Aegypten durch Rhipicephalus sanguineus, in Frankreich hat man Dermacentor reticulatus (Fabr.) auf Hunden gefunden, in Italien und Deutschland Ixodes ricinus. Für beide letztere Zecken ist der Nachweis der Uebertragungsfähigkeit nicht erbracht.

Die übertragenden Zecken sollen die Infektion nicht direkt vermitteln. Sie sollen, wenn sie an einem infizierten Tier gesaugt haben, die Parasiten ihren Nachkommen vererben. Aber auch diese sollen als Larven die Parasiten noch nicht übertragen, sondern erst als Nymphen oder Imagines. Doch existieren auch andere Angaben von Christophers, und die Angelegenheit ist noch nicht geklärt.

Die Blutinfektion bei Hunden hat eine Erkrankung zu Folge, welche als infektiöser Ikterus, „malignant jaundice“ bezeichnet

wird. Die Krankheit wurde in Frankreich (Paris), Italien, in Süd- und Ostafrika, Senegambien, China und Indien nachgewiesen. In Nord- und Südamerika sowie in Australien wurde sie noch nicht beobachtet.

Aehnliche Babesien kommen in Asien und Afrika in Schakalen vor. So wurde eine Babesia Gibsoni Patton aus Canis aureus und aus Straßenhunden in Madras beschrieben. Babesia (Rossiella) Rossi Nuttall, eine Art ohne Birnformen, wurde in Britisch-Ostafrika gefunden; sie mißt 1,5 bis 5,3 μ und weicht in der Form etwas von den typischen Babesien ab.

### 2. Babesia bigemina (Smith u. Kilborne).

1893 Pyrosoma bigeminum Smith and Kilborne, in: Bull. Dep. Agric. Animal Industry. No. 1. p. 67.
1899 Laveran et Nicolle, Contribution à l'étude du Pirosoma bigeminum. In: C. R. Soc Biol. Vol. 51. p. 748.
1900 Lignières, J., La tristeza ou malaria bovine dans la république Argentine. Aus: Laboratoire de l'Association des éleveurs argentins (Palermo). Buenos Aires. Peuser. 1900.
1900 Kossel u. Weber, Ueber die Hämoglobinurie der Rinder in Finnland. In: Arb. Kais. Gesundheitsamt. Vol. 17. p. 460.

B. bigemina mißt 2—4 μ in der Länge und 1,5—2 μ in der Breite. Das gilt jedoch nur für die größeren birnförmigen Stadien, welche sich fast stets zu zweien in einem Erythrocyten finden; diese sind meist gleich groß, mit den zugespitzten Enden einander zugekehrt oder sogar sich berührend. Ihr Plasma ist gleichmäßig blaß, meist nicht granuliert. Im Innern finden sich 1—2 färbbare Körper. Außer den Birnformen kommen auch rundliche und amöboide Formen vor, welche sehr klein sein können.

Nach Nuttall und Graham-Smith verläuft die Entwicklung, speziell die Teilung, genau wie bei B. canis. Doch scheint mir dabei die Entstehung der ganz kleinen Stadien, welche man so oft in den Erythrocyten findet, noch nicht geklärt. Vielleicht müssen wir zu ihrer Erklärung auf die kleinen Zweiteilungs- und multiplen Teilungsstadien zurückgreifen, welche Laveran, Nicolle und Doflein (1. Auflage dieses Buchs) beschrieben haben (Fig. 960 C—F).

Die Entwicklung in der Zecke (Boophilus bovis, s. unten) ist noch unbekannt und muß ihre Besonderheiten haben, da die infizierte Zecke nicht selbst die Krankheit weiter überträgt, sondern erst ihre Nachkommenschaft (s. unten).

Babesia bigemina ist weit verbreitet; sie ist in den Vereinigten Staaten von Nordamerika, in Cuba, Portorico, Argentinien, Chile, Uruguay, im Kaukasus, in Transvaal, Südafrika, Deutsch-Ostafrika, im Sudan und Westafrika, auf den Philippinen, in Ostindien, Indonesien und in Australien aufgefunden worden. Sie kommt also im ganzen tropischen und subtropischen Gebiet der Erde vor.

Der Parasit lebt in dem Blut von Rindern.

Die in Europa, in Finnland, Norddeutschland, Rußland, Dänemark, Rumänien, der Türkei, in Italien, Sardinien, Frankreich, Portugal sowie in Nordafrika verbreitete Form wird von manchen für eine besondere Art gehalten und als Babesia bovis (Babes) bezeichnet. Sie soll größere, plumpere Birnformen besitzen als B. bigemina. Die Uebertragung erfolgt im nördlichen Europa durch Ixodes ricinus (L.).

Auch glauben manche Autoren in den einzelnen Stämmen von B. bigemina Unterschiede zu erkennen, welche sich als morphologisch konstant erweisen und bei den Immunisierungsversuchen in den Serumreaktionen deutlich hervortreten sollen. (So nach Lignières Stamm A und B in Argentinien.)

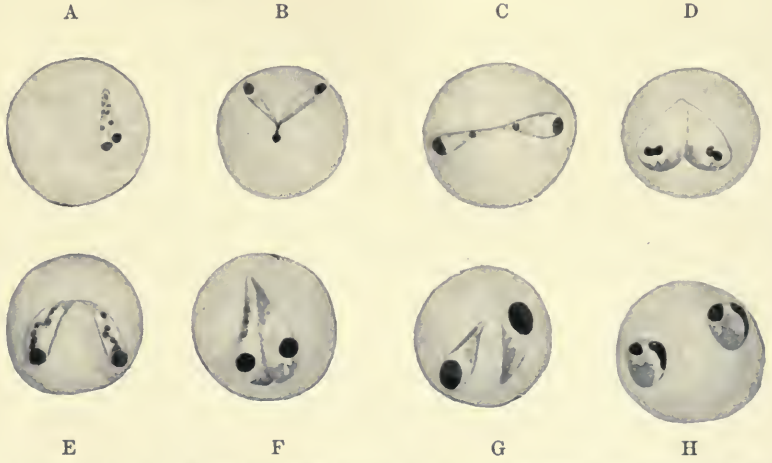



Fig. 959 A—H. Babesia bigemina (Sm. u. K.). Charakteristische Formen aus dem peripheren Blut des Rindes. Vergr. ca. 2000. (Orig. nach Präparaten von Dr. Theiler.)

Die Uebertragung erfolgt in Nordamerika durch Boophilus annulatus Say; in Südamerika durch Boophilus Dugesi, von dem man noch nicht genau weiß, ob er nicht nur eine Varietät von B. annulatus ist; durch dieselbe Form in Cuba, Portorico; durch

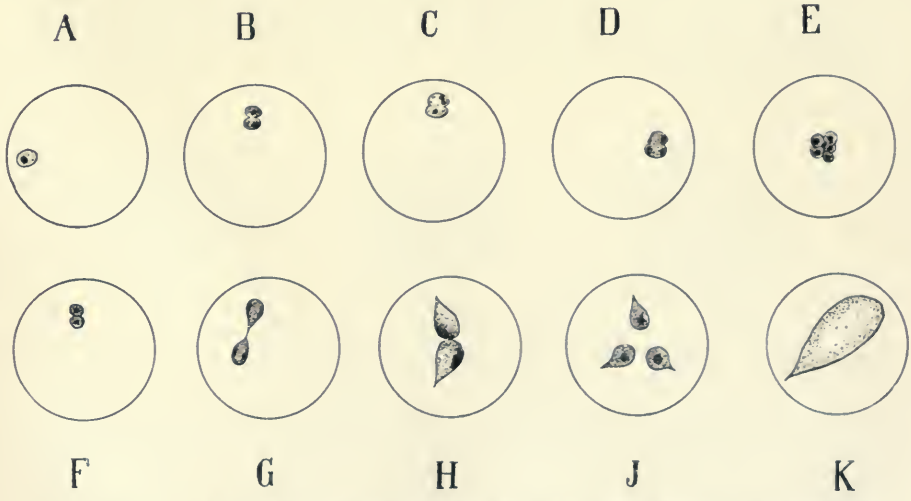



Fig. 960 A—K. Verschiedene Stadien von Babesia bigemina in roten Blutkörperchen des Rindes. A Junges Individuum mit einem Kern. B Bildung der Zwillingsform. C—E Multiple agame Teilung. F—K Entstehung der großen birnförmigen Körper (Gametocyten?). (Nach Doflein.)

Boophilus decoloratus Koch in Ost- und Südafrika; in Australien ist Boophilus australis Fuller der Ueberträger. In Nordeuropa wird die Babesiose der Rinder durch Ixodes ricinus, den gemeinen Holzbock, übertragen. In England wurde Uebertragung auch durch Haemophysalis punctata experimentell nachgewiesen. Da in den nördlichen Ländern Nordamerikas zwar Ixodes ricinus, aber keine Rinderbabesiose vorkommt, so hat man die Verschiedenheit der Ueberträger wohl mit Recht als ein weiteres Kennzeichen der Verschiedenheit der Arten B. bigemina und B. bovis angesehen.

Die erzeugte Krankheit wird als Blutharnen, Hämoglobinurie, Redwater, Tristeza bezeichnet, s. unten S. 954.

Nach neuesten Untersuchungen wird sogar vermutet, daß es in Nordeuropa noch eine weitere Babesia der Rinder gibt, welche eine spezielle Krankheit erzeugt, die Milzruptur der Rinder. Auch in Australien, Asien und sonstwo glaubt man weitere Formen annehmen zu dürfen, die sich durch Morphologie und Immunitätsreaktionen unterscheiden.

### **Babesia mutans** (Theiler).

1907 Piroplasma mutans Theiler, in: Rep. of the Govt. Veterinary Bacteriologist of Transvaal. 1903—06, 1907—10.
1911 Piroplasma mutans Theiler, Transmission des spirilles et piroplasmes, in: Bull. Soc. Path. exot. 1909. No. 6.
1911 Babesia mutans Gonder, R., Theileria parva und Babesia mutans, Küstenfieberparasit und Pseudoküstenfieberparasit, in: Arch. f. Protistenk. Vol. 21. p. 222.

Babesia mutans ist eine Form, welche im Blutpräparat der Theileria parva (s. u.) sehr ähnlich ist. Sie unterscheidet sich von dieser jedoch schon biologisch dadurch, daß sie bei Blutinjektion ohne weiteres übertragbar ist.

Im Blut erreicht B. mutans eine etwas beträchtlichere Größe als die ausgewachsenen Mikro- und Makrogametocyten von Theileria parva im peripheren Blut des Rindes; sie erreichen 2,8—3 μ Länge gegenüber den 2,5—2,7 μ, welche bei Theileria parva die Maximalgrößen darstellen.

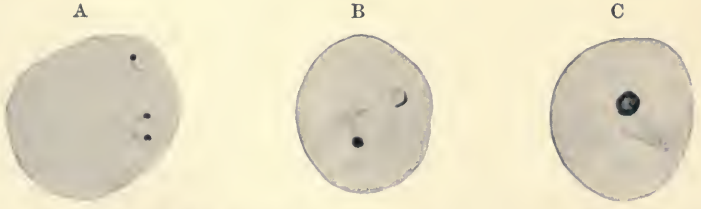



Fig. 961 A—C. Babesia mutans Theiler. Vergr. ca. 2000. A Junge Agameten. B Mikrogametocyten. C Makrogametocyten. (Nach Gonder.)

B. mutans kommt oft mit anderen Parasiten gleichzeitig im Blut vor, so mit Theileria parva und Babesia bigemina. Sie wurde daher vielfach mit diesen oder Stadien derselben verwechselt. Experimentell sind die betreffenden Formen aber relativ leicht zu trennen. So liefert Blut, welches mit B. mutans und bigemina infiziert ist, wenn man es Tieren injiziert, welche gegen bigemina immun sind, nur Infektion mit mutans. Die Zecke Boophilus decoloratus überträgt aus doppelt

infiziertem Blut nur B. bigemina. Der Ueberträger von B. mutans ist noch unbekannt. Theiler gibt an, daß Rhipicephalusarten die Ueberträger seien.

B. mutans wurde bisher besonders in Afrika beobachtet, vor allem in Südafrika, wo so gut wie alle Rinder von ihr infiziert sind. Außerdem wurden ähnliche Formen in Indien, den Philippinen, Japan, Tunis gefunden.

Manche Autoren rechnen Babesia mutans zur Gattung Theileria, wozu keine ausreichenden Gründe vorliegen. Genügende Klarheit über die pathogene Bedeutung, Fortpflanzung, wie über die Selbständigkeit der Art ist noch nicht erreicht.

### 3. **Babesia ovis** (Babes).

1888 Haematococcus ovis Babes, in: C. R. Ac. Sci. Paris. Vol. 107. p. 692.
1893 Babesia ovis Starcovici, in: Centralbl. f. Bakt. Vol. 14. p. 1.
1895 Amoebosporidium polyphagum Bonome, in: Arch. pathol. Anat. Vol. 139. p. 1—16.
1903 Motas, La Piroplasmose ovine, Carceag, in: C. R. Soc. Biol. Vol. 54. p. 1522.

Babesia ovis ist ziemlich klein, mißt nur 1—1,5 μ. Außer den amöboiden, runden, ringförmigen und birnförmigen Individuen wurden auch stäbchenförmige Exemplare beschrieben.

Diese Form kommt beim Schaf vor, bei welchem sie die als Ikterohämaturie oder Carceag beschriebene Krankheit erzeugt. Sie kommt in Ungarn, in Deutschland, in Rumänien, auf der Balkanhalbinsel, in Südfrankreich, in Italien, in Asien und Afrika, auch in Westindien (St. Thomas) vor und wird durch die Zecke Rhipicephalus bursa Canestr. und Fanz. übertragen; auch die erblich infizierte Zecke überträgt den Parasiten nur im erwachsenen Zustand, nicht als Larve oder Nymphe.

Möglicherweise sind in den verschiedenen Ländern verschiedene Formen zu unterscheiden, welche Schafe befallen. Es sind verschiedene Angaben über abweichende Gestalt und Größe von Schafbabesien gemacht worden. Ziemlich sicher ist die Babesia der Ziegen eine besondere Art.

### 4. **Babesia equi** (Laveran).

1901 Piroplasma equi Laveran, Contribution à l'étude de P. equi. In: C. R. Soc. Biol. Vol. 53. p. 345.
1905 Bowhill, T., Equine Piroplasmosis or biliary fever. In: Journ. Hygiene. Vol 5. p. 7.

In Rußland, Südafrika, Madagaskar, Indien findet sich beim Pferd eine kleine von Theiler entdeckte Babesia (einzelne Individuen $^1/_2$—$2^1/_2$ μ im Durchmesser), von der man früher annahm, daß sie besonders durch das häufige Auftreten von vier kreuzweise gestellten Birnformen in einem Blutkörperchen charakterisiert sei. Jedoch hat man seither die gleiche Erscheinung bei den meisten anderen Formen gelegentlich gefunden. Marzinowsky hat Weiterentwicklung dieser Form bei Aufbewahrung von mit Natriumcitrat versetztem Blut erhalten. Es tritt angeblich Kopulation ein wie im Zeckenmagen.

Sie erzeugt das Gallenfieber, „biliary fever", „fièvre bilieuse" der Pferde und wird in Südafrika durch Rhipicephalus Evertsi Neum. übertragen, welcher sich als Nymphe infiziert und dann im

erwachsenen Zustand den Parasiten auf ein neues Pferd überträgt. In Rußland findet die Uebertragung durch Dermatocentor reticulatus statt. B. equi kommt auch bei Maultieren und Eseln vor; letzteres Vorkommen hat zur Beschreibung einer besonderen Art B. asini Chauv. geführt, welche wohl nicht sicher ist. Kudicke hat die Art auch in Zebras entdeckt. B. equi ist auch in Italien gefunden worden (in und bei Rom).

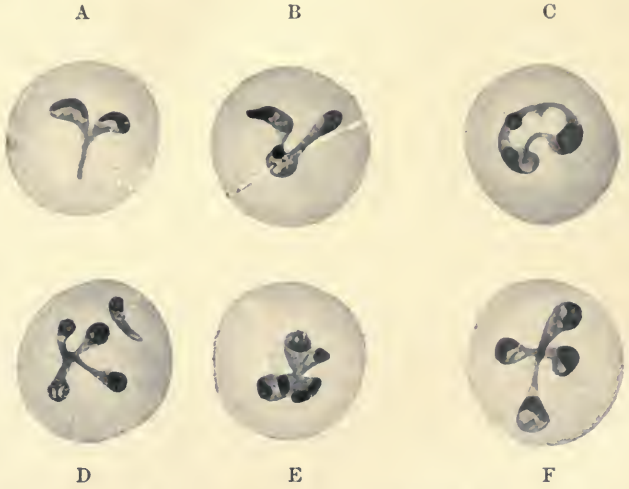



Fig. 962 A—F. Babesia equi (Th.). Charakteristische Formen aus dem peripheren Blut des Pferdes. Vergr. ca. 2000. (Orig. nach Präparaten von Dr. Theiler.)

Neuere Untersucher glauben bei Pferden zwei verschiedene Babesien unterscheiden zu dürfen, welche morphologisch voneinander abweichen. Während die südafrikanische Form, die wir hier beschrieben, keine Birnformen bilde und sich in Kreuzform teile, habe der russische Parasit Zweiteilung und typische Birnformen. Ersterer erzeuge eine Krankheit ohne, letzterer mit Hämoglobinurie. Ersterer gehöre der Gattung Nuttalia an (N. equi Th.), während letzterer eine Babesia sei (B. caballi). Diese beiden Formen scheinen eine weite Verbreitung zu haben, nebeneinander vorzukommen und vielfach Mischinfektionen zu erzeugen, so z. B. in Italien. Die Unterscheidung zweier Gattungen scheint mir nicht hinreichend begründet, doch scheinen wirklich zwei Arten mit verschiedenen Eigenschaften vorzuliegen.

### 5. Babesia muris (Fantham).

1906 Piroplasma muris Fantham, P. m. from the blood of the white rat, with remarks on the genus Piroplasma. In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 50. p. 493.

In den roten Blutkörperehen weißer Ratten wurde in London eine Babesia gefunden, welche etwas kleiner ist als B. bigemina. Sie kommt in ovalen Stadien von 0,5—1,5 μ Durchmesser und in Birnformen, welche 2—3 μ lang und 1—1,5 μ breit sind, vor. Vermehrung erfolgt durch Zweiteilung. Während meist 1—2 Individuen im Blutkörperchen sich finden, kommen gelegentlich auch zahlreiche Individuen in einem solchen vor (Fig. 963 E. u. F). Gewisse Stadien

könnten als Gametocyten oder freie geißeltragende Formen gedeutet werden (Fig. 963 G. u. H). B. muris erzeugt bei weißen Ratten ein intermittierendes Fieber mit eigenartigen Geschwürsbildungen an Schwanz und Ohren.

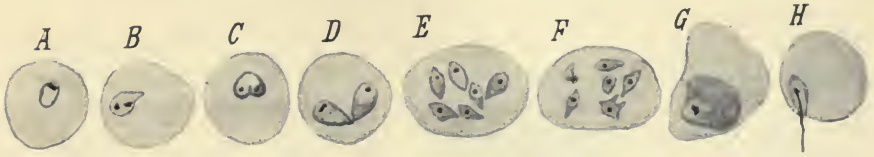



Fig. 963 A—H. Babesia muris (Fanth.). A Junges Stadium. B Zweikerniges Individuum. C u. D Zweiteilung. E u. F Multiple Infektion eines Erythrocyten, in F amöboide Formen. G Besonders großes Exemplar (Gametocyt?). H Form mit Anhang (geißeltragendes Individuum?). Vergr. ca. 1800. (Nach Fantham.)

Eine ähnliche Form wurde in Rußland bei Feldmäusen gefunden und als Ueberträger Dermatocentor reticulatus festgestellt. Auch bei der Zebramaus (Avicularis zebrae) im Süden wurde eine ähnliche Form durch Wenyon entdeckt und als Babesia avicularis W. benannt. França benannte eine in der Feldmaus Microtus incertus Selys vorkommende Art Smithia microtia França, indem er für sie eine neue Gattung begründet, wegen des Vorkommens elliptischer Stadien (?).

### 6. Babesia pitheci P. H. Ross.

1905 Piroplasma pitheci P. H. Ross, in: Journ. Hygiene Cambridge. Vol. 5. p. 18.
1908 Nuttall and Graham-Smith, in: Parasitology. Vol. 1. p. 134.

Die Parasiten sind meist rund oder eiförmig, auch birnförmig und messen 1,5 μ oder 2—3 μ.

Die Vermehrung erfolgt nach Nuttall und Graham-Smith genau wie bei B. canis und B. bigemina.

Die Art wurde von Ross in Uganda bei einem Affen, Cercopithecus sp., gefunden.

Ferner wären noch zu erwähnen:

### 7. Babesia ninense (Yakimoff).

1909 Yakimoff, W. L., Die Zecken u. Piroplasmen des Igels. In: Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 52. p. 472.

Diese Art kommt in Rußland beim Igel vor. Sie ist künstlich nicht übertragbar auf Pferd, Hund, Meerschweinchen, Mäuse, Zieselmaus, Kaninchen, Tauben. Auf den infizierten Igeln finden sich Zecken, nämlich Dermatocentor reticulatus, der Ueberträger der Babesiose des Pferdes und der Feldmaus.

---

Von Raubtieren wurden bisher Herpestes in Portugal (B. herpestedis França) und Bären in Rußland mit Babesien infiziert gefunden.

Die Art in Herpestes wurde einer besonderen Gattung Nuttalia França einverleibt, die sich aber wohl kaum von Babesia unterscheidet. Hierher sollen auch eine Art aus dem Aristoteleshirsch und solche in afrikanischen Antilopen gehören.

**8. Babesia soricis** Christophers.

**9. Babesia quadrigemina** (Nicolle).

1907 Nicolle, Sur une Piroplasmose nouvelle d'un rongeur (Ctenodactylus gondi). In: Arch. Inst. Pasteur de Tunis. Vol. 4. p. 216.

Diese in Nordafrika gefundene Form scheint sich in manchen Punkten von den typischen Piroplasmen zu unterscheiden und wird von Nuttall mit der vorhergehenden zum Repräsentanten einer neuen Gattung Nicollia gemacht. Kugelige, Ring- und Birnformen wurden beobachtet, die Größe auf 1—2 μ angegeben.

## Gattung: **Theileria** B. F. u. B.

**Theileria parva** (Theiler).

1903 Piroplasma parvum Theiler, in: Journ. R. Army Med. Corps.
1907 Theileria parva Bettencourt, França et Borges.

In den Rindern findet sich (in Ost- und Südafrika zuerst entdeckt) eine morphologisch deutlich differenzierte Babesia. Die Stadien in den roten Blutkörperchen sind sehr klein, ringförmig oder meist

Fig. 964 A—D. Theileria parva (Th.). Stadien aus roten Blutkörperchen. Vergr. ca. 2000. (Orig. nach Präparaten von Dr. Theiler.)

stäbchenförmig (Fig. 964). Im letzteren Fall sind sie ca. 3 μ lang und weniger als $^1/_2$ μ breit. Der Kern liegt am einen Ende des Stäbchens, während das andere Ende oft eine Vakuole enthält (nach Lühe).

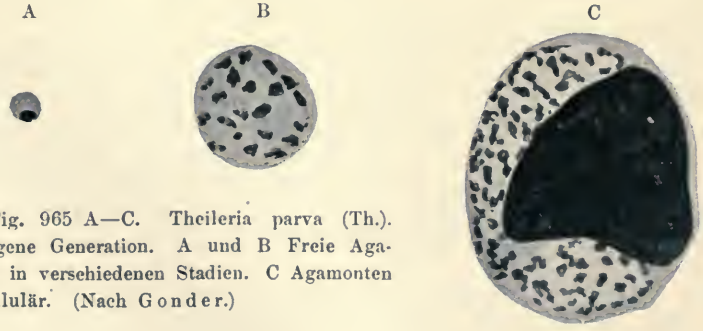



Fig. 965 A—C. Theileria parva (Th.). Agamogene Generation. A und B Freie Agamonten in verschiedenen Stadien. C Agamonten intracellulär. (Nach Gonder.)

Nicht selten sind kreuzförmig gestellte Parasiten im Erythrocyten. Sie werden als Teilungsstadien angesehen. Die Ringformen gleichen denen der Laverania malariae. Birnformen sind bei Th. parva nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden.

Der wichtigste biologische Unterschied von Theileria parva gegenüber allen anderen Babesien ist in der Entwicklungsgeschichte dieser Art begründet, welche Gonder erforscht hat. Es ist nämlich seit den Untersuchungen Kochs schon bekannt, daß Theileria und damit das Küstenfieber der Rinder nicht durch Blutinjektion übertragen

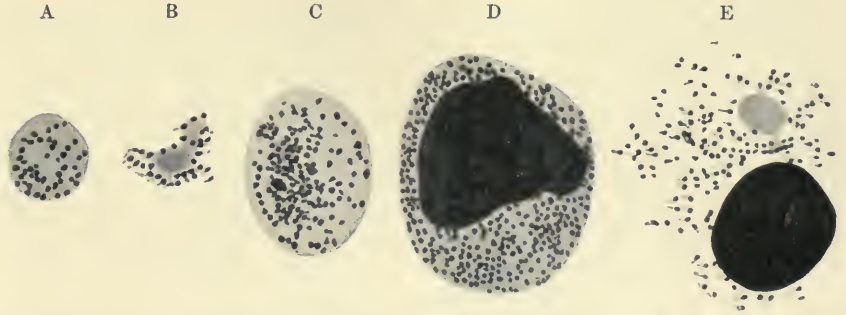



Fig. 966 A—E. Theileria parva (Th.). Gamogene Formen. A—C Freie Formen in verschiedenen Wachstumsstadien. D Ebensolche intracellulär. E Durch Zerfall der Wirtszelle frei werdend. (Nach Gonder.)

werden kann. Selbst sehr bedeutende Dosen führen zu keiner Erkrankung; die injizierten Theilerien gehen zugrunde. Pflanzt man jedoch größere Milzstücke kranker Tiere gesunden unter die Haut, so läßt sich mit ihnen das Ostküstenfieber übertragen. Dies hat seinen Grund in folgenden Tatsachen.

Fig. 967 A—C. Theileria parva (Th.). A Junge Gametocyten. B Erwachsener Mikrogametocyt. C Erwachsener Makrogametocyt. (Nach Gonder.)

Die durch den Biß der Zecke ins Blut gelangten jungen Theilerien vermehren sich nicht im peripheren Blut, sondern in inneren Organen, vor allem in Milz und Lymphdrüsen. Dort bilden sie größere kugelige vielkernige Gebilde, die sog. Plasmakugeln Kochs, welche also entgegen anderen Angaben doch in den Entwicklungszyklus der Theilerien gehören. Sie stellen deren Schizogonie dar (Fig. 965). Da sie durch Punktion leicht nachzuweisen sind, so sind sie das sicherste Merkmal zur Differentialdiagnose des Küstenfiebers.

Sie können in Massen vorhanden, die Tiere sehr krank sein, ohne daß Theilerien sich im peripheren Blut nachweisen lassen. Im peripheren Blut tritt erst die gamogene Generation auf. Diese — die bekannten Stäbchenformen — sind differenziert, in solche, aus denen Mikro-, und solche, aus denen Makrogameten hervorgehen.

Die Umwandlung geht im Darm der Zecken vor sich. Als Ueberträger sind tätig in Südafrika Rhipicephalus reticulatus, Evertsi, nitens, simus und capensis, dagegen entgegen früheren Angaben

Kochs nicht decoloratus. Die Zecken sind im geschlechtsreifen Stadium infektiös, wenn sie als Larven und Nymphen, als Nymphen schon infektiös, wenn sie im Larvenstadium infiziert wurden. Dagegen ist hervorzuheben, daß im Gegensatz zu den Babesiaarten Theileria nicht durch Ovarialinfektion vererbt wird.

Im Darm der Zecke machen die Gametocyten ihre fertige Entwicklung zu kleinen, kriechend sich bewegenden, würmchenförmigen Gameten durch. Diese entbehren der Geißeln; ihre Entwicklung besteht in geringen Veränderungen an der Kernsubstanz, welche ebensowenig wie etwaige Reifungserscheinungen infolge der Kleinheit der Gebilde bisher klar erkannt sind. Die Zygoten kugeln sich ab und wachsen in den Blindsäcken des Zeckendarms zu vielkernigen Kugeln heran. Diese zerfallen in zahlreiche sehr kleine, keilförmige Keime, welche wohl mit Vermittlung der Speicheldrüsen die Infektion der Rinder bewerkstelligen. Mit deren Eindringen in die Blutbahn ist der Entwicklungszyklus geschlossen.

Fig. 968 A—G. Theileria parva (Th.). Entwicklung in der Zecke. A Reifer Mikrogamet. B Reifer Makrogamet. C—D Zygote. E „Ookinet". F Vermehrungsstadium aus den Darmblindsäcken der Zecke. G Freiwerden der jungen Keime aus den Haufen des Stadiums F. (Nach Gonder.)

Diese Darstellung, welche durchaus nicht auf Grund ganz einwandfreier Beobachtungen und Präparate gegeben wurde, begegnet mancherlei Zweifeln. Sollte sie sich bestätigen, so würde sie für ziemlich enge Beziehungen der Babesien mit den Hämosporidien sprechen. Doch ist es möglich, daß gerade der Wunsch, solche Beziehungen zu finden, zu einer willkürlichen Deutung der Befunde verleitet hat.

Theileria parva ist in Ost- und Südafrika gefunden worden, auch in Transkaukasien, auf den Philippinen, in Japan etc. Sie erzeugt das ostafrikanische Küstenfieber oder Rhodesiafieber.

In Portugal haben Bettencourt, França und Borges beim Damhirsch (Dama dama L.) eine ähnliche Form entdeckt, welche sie als Babesia (resp. Theileria) dama bezeichnen.

Neuerdings wurden Kochsche Plasmakugeln von Trautmann in der Elenantilope gefunden. Es bleibt noch dahingestellt, ob dies auf eine neue Theileria, auf das Vorkommen von Th. parva in Antilopen oder auf ganz andere Zusammenhänge hinweist.

Eine weitere, schwere Erkrankungen der Rinder in Transkaukasien herbeiführende Form, welche Theileria parva und Babesia mutans ähnelt, wird als Theileria annulata Dschunkowsky bezeichnet. Sie läßt sich aber leicht durch Blutinjektion übertragen und soll von Babesia bigemina verschieden sein. Als Theileria Cellii Cart.

Chalm. wird eine Form aus dem Affen Macacus pileatus aus Ceylon bezeichnet.

Eine gewisse Aehnlichkeit haben Gebilde, welche in den roten Blutkörperchen des Maulwurfs gefunden wurden (Fig. 969).

---

Im Anschluß an die Babesien müssen wir hier einige sichere und unsichere Parasiten erwähnen, deren Natur und Verwandtschaftsverhältnisse noch nicht klargestellt sind, und zwar zunächst:

Toxoplasma gondii Nicolle und Manceaux ist ein intracellulärer Parasit des Gondi, eines kleinen nordafrikanischen Nagers (Ctenodactylus gondi Pallas). Es ist rundlich oder länglich, im freien Zustand halbmondförmig (vgl. Fig. 970) mit einem etwas zugespitzten Ende. Es ist unbeweglich, mißt 5—5,4 μ auf 3—4 μ. Die intracellulären Formen erreichen bis zu 7 auf 5 μ. Ein Kern ist gut sichtbar, dagegen weder Geißel noch Blepharoplast. Einfache Längsteilung wurde beobachtet. Der Parasit findet sich häufig in Milz, Leber, Mesenterialganglien, Niere, Lunge, selten in Knochenmark und Herzblut. Experimentelle Uebertragung auf den Gondi gelingt und erzeugt eine tödliche Krankheit; ebenso auf Meerschweinchen, bei welchen die Krankheit nur leicht ist. Dagegen werden Affen und Ratten nicht infiziert. Mäuse erkranken tödlich.

Fig. 969. Fig. 970.

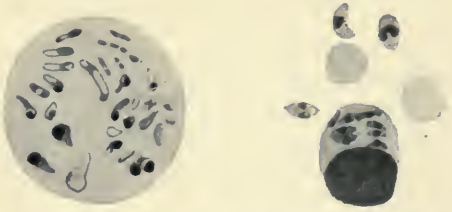


Fig. 969. Eigenartige Körper in den Erythrocyten des Maulwurfs. (Nach Graham Smith.)

Fig. 970. Toxoplasma gondii Nic. u. M. (Nach Nicolle.)

Eine ähnliche Form wurde von Splendore in Brasilien bei den Kaninchen entdeckt und Toxoplasma cuniculi (Spl.) genannt. Es hat eine Länge von 5—9 μ, eine Breite von 2—4 μ. Es läßt sich nicht auf andere Säugetiere übertragen, dagegen merkwürdigerweise auf Tauben, welche daran sterben.

Als weitere Formen sind beschrieben worden: Toxoplasma canis Mello aus Italien und Brasilien, T. talpae Prowazek aus Japan, T. columbae Yakimoff und Kohl-Yak. aus Brasilien.

Beim Menschen wurden immer wieder Befunde von babesienähnlichen Organismen angegeben, die sich aber bisher in keinem Fall haben bestätigen lassen, so beim spotted fever im nordamerikanischen Felsengebirge, beim Flecktyphus etc. Ja man wollte auch das Schwarzwasserfieber auf eine Babesieninfektion zurückführen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß noch einmal eine menschliche Babesiose nachgewiesen wird, bisher ist aber noch kein Beweis für eine solche erbracht. Immerhin ist es von Interesse, auf die merkwürdigen Bildungen hinzuweisen (Fig. 971), welche Krompecher, Goldzieher und Augyán beim Flecktyphus in den roten Blutkörperchen auffanden.

Auch beim gelben Fieber sollen nach Seidelin solche Einschlüsse in den Erythrocyten vorkommen.

Daß übrigens eventuell gelegentliche Infektionen vorkommen können, die zu Täuschungen über die Aetiologie epidemischer Krank-

heiten führen können, darauf weisen die eigenartigen, sicher wie Organismen aussehenden Gebilde (Fig. 972) hin, welche Höfer im Blut einer Frau fand, die nie aus Leipzigs Umgebung herausgekommen war. Sie erkrankte unter Fieber und Anämie, nachdem sie in den Flußniederungen der Leipziger Umgebung viel unter Mückenstichen gelitten hatte.

Fig. 971. Fig. 972.

Fig. 971. Gebilde in den roten Blutkörperchen bei Flecktyphus. (Nach Krompecher und Mitarb.)

Fig. 972. Merkwürdige Gebilde im Blut einer Anämischen. (Nach Höfer.)

Wir haben früher schon (S. 558) erwähnt, daß ein eigenartiger Parasit, welcher die epizootische Lymphangitis der Pferde verursacht, und welcher auch gelegentlich als Babesia bezeichnet wurde (Lymphosporidium equi, Leucocytozoon piroplasmoides etc.), von neueren Untersuchern nicht mehr für ein Protozoon, sondern für einen „Blastomyceten" erklärt wird.

## Babesiosen.

Sie werden auch vielfach als Piroplasmosen bezeichnet, nach dem mit Babesia synonymen Gattungsnamen Piroplasma, Bis jetzt sind Babesiosen nur bei Säugetieren nachgewiesen, und zwar vorwiegend bei Wiederkäuern, auch bei Raubtieren und Nagern. Für den Menschen ist eine Babesiose bisher nicht mit Sicherheit bekannt. Zwar wurde eine Zeitlang das sog. spotted fever im Felsengebirge Nordamerikas für eine Babesiose erklärt, doch ist diese Angabe nicht bestätigt worden. Ebenso verhält es sich mit Angaben über Babesien als Erreger des Flecktyphus. Auch dachte man infolge der Aehnlichkeit klinischer Symptome daran, daß das Schwarzwasserfieber durch eine Babesieninfektion veranlaßt sei; doch auch hierfür haben sich keine Anhaltspunkte ergeben, vielmehr wird diese Krankheit mit immer größerer Sicherheit für eine besondere Form der Malaria erklärt (vgl. S. 926).

Zum Verständnis der biologischen Zusammenhänge zwischen den Vorgängen an den Babesien und dem pathologischen Einfluß auf ihre Opfer wird es zweckmäßig sein, wenn wir in Kürze die bestbekannte unter den Babesiosen kurz besprechen. Es ist dies die

### Hämoglobinurie des Rindes.

(Texasfieber, Southern Cattle fever, Tristeza, Tick fever, Redwater, Rindermalaria etc.)

Diese Krankheit war seit Jahrzehnten durch ihre Epidemiologie ganz rätselhaft, bis man den Erreger und die Uebertragungsweise erkannt hatte.

In den Vereinigten Staaten von Nordamerika, wo die Krankheit in den achtziger Jahren besonders verheerend auftrat, hatte man be-

obachtet, daß das Vieh aus den Südstaaten den Träger der Krankheit darstellte, ohne dabei selbst in auffälliger Weise krank zu sein. Man unterschied daher in den Südstaaten (Süd-Carolina, Texas etc.) ein ständig befallenes Gebiet, von dem aus das „Texasfieber" nach Norden immer wieder verschleppt wurde, ohne jedoch im Norden dauernd Fuß zu fassen. In dieses verseuchte Gebiet konnte nördlichen Staaten entstammendes erwachsenes Vieh nicht ohne die größte Gefahr für den Bestand der Herden eingeführt werden. Geschah dies trotzdem, so starben fast alle erwachsenen Tiere ab.

Dieselbe Erfahrung machte man auch in Südamerika (Argentinien und Uruguay), wo z. B. Lignières feststellen konnte, daß bei der Wanderung äquatorwärts von einer einzigen Herde von 1000 erwachsenen Rindern 630 Stück starben, während von den 450 Kälbern der gleichen Herde nur 10 eingingen. Nach neuen Untersuchungen schwankt die Mortalität sehr, zwischen 5 und 50 Proz. Stalltiere überstehen die Krankheit leichter als Weidetiere.

Die Erscheinungen, unter welchen die Verschleppung der Krankheit nach dem Norden der Vereinigten Staaten erfolgt, sind ebenfalls höchst merkwürdig. Südliches Vieh verschleppte die Krankheit nur in der warmen Jahreszeit, im tiefen Winter jedoch war es harmlos.

Die Ansteckung erfolgt aber nicht direkt von Tier zu Tier, sondern die Weiden, über welche das südliche Vieh getrieben wurde, werden zu den Trägern der Infektion. Dabei werden die südlichen Rinder, wenn die Wanderung lange dauert, oder der Aufenthalt im Norden eine Zeitlang fortgesetzt ist, selbst wieder harmlos.

Kamen nördliche Rinder auf eine Weide, welche durch vorübergehenden Aufenthalt von südlichen Rindern infiziert war, so wurden sie von der Krankheit ergriffen, aber erst nach Verlauf von mindestens 30 Tagen. Auch wurde von den Züchtern behauptet, daß die kranken nördlichen Rinder nicht imstande seien, die Krankheit weiter zu verbreiten.

Alle diese merkwürdigen Verhältnisse werden durch die Uebertragungsweise von Babesia bigemina (vgl. S. 944) bedingt.

Die Uebertragung erfolgt nämlich in Nordamerika durch die Vermittlung einer Zecke Boophilus annulatus (Say) (Fig. 973), während in Afrika Boophilus decoloratus Koch (Fig. 974), in Südamerika, Westindien, Australien und Ostasien Boophilus Dugesi Fuller diese Rolle übernimmt (vgl. hierzu auch S. 945). Dabei ist die auffallende Tatsache hervorzuheben, daß die Infektion eines neuen Opfers nicht etwa durch die Zecke selbst, welche das keimhaltige Blut gesaugt hat, erfolgt, sondern erst durch deren Nachkommenschaft.

Die Zecke ist der einzige Ueberträger der Krankheit; da nun eine Zecke ihre Wachstumszeit auf nur einem Rind zubringt und nicht imstande ist, ein anderes Rind aufzusuchen und sich auf demselben festzusetzen, so muß die Uebertragung auf einem komplizierteren Wege vor sich gehen, als es etwa bei der Tsetse-Fliege und der Uebertragung des Trypanosoma Brucei der Fall zu sein scheint. Man könnte sich zwar denken, daß die vollgesogenen abfallenden Zecken die Babesia in irgendeinem encystierten Zustand auf der Weide verbreiteten, und daß die Dauerzustände später mit dem Futter von den Rindern aufgenommen würden, daß also die Infektion durch den Darm vor sich ginge. Das trifft aber nicht zu.

Die Experimente haben vielmehr ergeben, daß die abgefallenen vollgesogenen Zecken am Boden der Weiden ihre Eier ablegen, daß aus diesen junge Zecken hervorgehen, welche neue Rinder aufsuchen, und daß diese, nachdem sie sich an den Rindern festgesogen haben, bei denselben die Krankheit hervorrufen, indem alsbald im Blut Babesia bigemina auftritt und sich ungeheuer vermehrt.

Die Perioden der Krankheit, Ansteckungsfrist usw. stimmen in vollendetster Weise mit den Perioden in der Lebensgeschichte der Zecke überein.

Fig. 973.

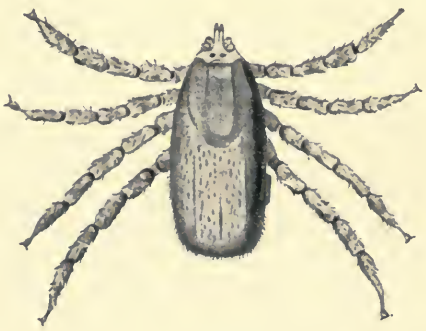


Fig. 974.

Fig. 973. Rhipicephalus (Boophilus) annulatus (Say), Rinderzecke, Ueberträgerin des Texasfiebers. Geschlechtsreifes Weibchen nach der letzten Häutung. (Nach Smith und Kilborne.)

Fig. 974. Boophilus decoloratus Koch. Vollgesogenes ♀. (Original nach Exemplar aus Bukoba, Deutsch-Ostafrika.)

Eine Zecke kriecht nach 20—45 Tagen (bei höherer Temperatur schneller, bei tieferer langsamer) aus dem Ei aus. Sie kann sodann Wochen bis Monate hungernd existieren, bis sie ein Rind findet, welches sie sofort befällt. Im günstigsten Fall, der ja auf den Weiden großer Viehherden sehr häufig sich verwirklicht, finden die Zecken sofort ein neues Opfer, entwickeln sich da in 14 Tagen zur Geschlechtsreife, in weiteren 8 Tagen saugen sie sich zum Abfallen voll, worauf die befruchteten Weibchen eine neue Generation erzeugen. Die normale Dauer einer Generation erstreckt sich also auf 41—68 Tage.

Es wurden auch einzelne Fälle festgestellt, in denen das Ei der Zecke in kälterem Klima unentwickelt zu überwintern scheint, um dann im nächsten Frühjahr die Infektion weiter zu verbreiten. Im warmen Klima findet man jedoch die Rinder das ganze Jahr hindurch mit Rhipicephalus annulatus behaftet.

In der Zecke muß die Babesie eine eigenartige Entwicklung durchmachen. Jedenfalls ist schon das Ei, aus welchem die junge Zecke hervorgeht, infiziert. Solche Fälle, wo die Infektion schon vom Ei an dem Individuum anhaftet, kennen wir ja mehr; bei den

Myxosporidien werden wir weitere kennen lernen. Nicht alle Babesien werden übrigens in dieser Weise vererbt (vgl. Theileria).

Wie allerdings die Babesie in der Zecke schmarotzt, und welche besonderen Entwicklungszustände sie in ihr durchmacht, ist noch nicht in allen Punkten aufgeklärt. Bei manchen der Babesien übertragenden Zecken ist sogar festgestellt, daß die junge aus dem Ei ausgeschlüpfte Zeckenlarve noch nicht imstande ist, die Babesien auf neue Wirte zu übertragen. Es bedarf einer gewissen weiteren Frist, ja bei Babesia ovis und canis müssen die betreffenden Zecken sogar vollkommen erwachsen sein, ehe sie zu infizieren vermögen. Man muß wohl daraus schließen, daß die Babesien ganz bestimmte Zustände während dieser Zeit zu durchlaufen haben (vgl. S. 952).

Die Krankheit, welche durch die Uebertragung der Babesia hervorgerufen wird, ist sehr charakteristisch. Sie tritt in zwei Formen, einer milden und einer schweren, auf.

Die milde Form befällt meist nur die Kälber, selten die erwachsenen Rinder. Die schwere Form richtet unter den letzteren schreckliche Verheerungen an. Die befallenen Rinder sind sehr niedergeschlagen, still und starr, oft auch von delirienartigen Anfällen heimgesucht. Meist stehen sie aber ruhig mit dem Kopf nahe am Boden. Das Fieber erreicht 40—42° C. Weitere Symptome sind Diarrhöen und vor allem Blutharnen; letztere Erscheinung fehlt aber nicht selten. Muskelzittern, in schweren Fällen Verstopfung, Stocken der Milchsekretion, Tränen der Augen werden auch angeführt.

In den schweren Fällen tritt der Tod meist schon 48 Stunden nach dem Beginn der Symptome ein. Doch kann die Frist sich auf 3, 4, 8—14 Tage verlängern.

Das ungeheuer massenhafte Auftreten des Parasiten im Blut führt zur Zerstörung des größten Teiles der roten Blutkörperchen des befallenen Tieres.

Die normale Blutkörperchenzahl bei einem Rind beträgt pro Kubikmillimeter 8—9 Millionen; sie sinkt am 1. Tage um 1 bis 2 Millionen, am 2. Tage um 4—5 Millionen! Bei der milden Form fällt sie bis auf 4 Millionen, bei der schweren kann sie auf 31 000 sinken!

Einen besonders schweren Fall teilt Lignières mit, bei welchem vor dem Auftreten der Symptome vorhanden waren

| | | |
|---|---|---|
| pro Kubikmillimeter | 8 200 000 | Blutkörperchen |
| am 1. Tage . . . . | 1 800 000 | „ |
| am 2. Tage . . . . | 31 000 | „ |

Im Blut findet man massenhaft die Blutkörperchen, welche ihren Farbstoff verloren haben. Infolgedessen ist das Blutserum tief rot gefärbt: eine Vorstufe der Hämoglobinurie. Zur letzteren ist vor allen Dingen der plötzliche Zerfall so zahlreicher Blutkörper Vorbedingung.

Das Blut ist übrigens durch auffallend toxische Eigenschaften ausgezeichnet; die Injektion geringer Quantitäten tötet in wenigen Sekunden bis Minuten kleine Versuchstiere.

Spontane Heilung tritt bei der schweren Form sehr selten ein. Es können sich übrigens Tiere noch erholen, deren Blutkörperchenzahl pro Kubikmillimeter auf 300 000 gesunken ist. Dabei steigt die Zahl in wenigen Tagen auf 3 Millionen, aber erst nach Monaten auf 7 Millionen. Die Tiere sind denn auch auffallend anämisch.

Es kann bei den Verwüstungen, welche der Parasit im Blut anrichtet, nicht verwundern, daß die Sterblichkeit eine sehr große ist. Das gilt aber nur für die erwachsenen Rinder: von diesen geht der größte Teil einer befallenen Herde zugrunde.

Lignières führt, wie oben schon erwähnt, einen typischen Fall an, wo von einer Herde Rinder, welche in Argentinien nordwärts in das infizierte Gebiet getrieben wurde, von 1000 erwachsenen 630 zugrunde gingen, während von den 450 Kälbern nur 10 starben.

In den infizierten Gegenden ist denn auch die Babesiosis eine „Kinderkrankheit"; die Kälber erkranken an der leichten Form, bei welcher man nur relativ wenig Parasiten im Blut findet (vgl. oben S. 928 die Angaben über Kindermalaria). Es tritt keine Hämoglobinurie ein, und die Krankheit bleibt gewöhnlich unbemerkt. Sie dauert etwa 14 Tage, worauf spontane Heilung eintritt, ohne daß jedoch die Parasiten gänzlich aus dem Blut verschwinden. Es handelt sich also wiederum um eine „Immunitas non sterilisans". Die Tiere bleiben „Parasitenträger".

Rezidive sind hier, wie auch bei den von der schweren Form genesenen erwachsenen Rindern, nicht selten, aber sie treten in sehr milder Form auf, woraus man auf einen gewissen Grad von Immunisierung schließen kann. Immerhin erfolgen in allen Fällen bei Schädigungen der Tiere leicht Rezidive, und es kommt nicht selten vor, daß Tiere, welche in der Jugend die Krankheit gut überstanden haben, im Alter ohne neue Infektion an ihr zugrunde gehen.

Auf andere Tiere als auf Rinder die Krankheit zu übertragen, ist nicht gelungen. Zu den Versuchen wurden Ratten, Meerschweinchen, Schafe und Tauben verwendet.

Eine künstliche Immunität oder Heilung mit Sicherheit zu erzielen, ist bis jetzt in größerem Umfange nicht gelungen. Einmalige Erkrankung soll auch bei Erwachsenen nach neueren Forschungen eine weitergehende Immunisierung herbeiführen, als Smith und Kilborne annehmen. Lignières nimmt an, daß das Fortexistieren der Parasiten im Blut zu einer fortwährenden Erneuerung der Immunität führe.

Tatsächlich scheint eine Immunisierung zu gelingen, wenn man junge Tiere (unter 1 Jahr) künstlich infiziert, d. h. ihnen Blut von scheinbar geheilten Tieren einspritzt. Serum oder sterilisiertes Blut sind unwirksam.

Frisches Blut erzeugt jedoch eine milde Reaktion und darauf Immunität gegen heftige Erkrankung.

Doch hat besonders Koch darauf hingewiesen, eine wie große Gefahr in dieser Weise immunisierte Rinder für die Viehzucht bedeuten, da sie dauernd Parasitenträger bleiben und imstande sind, gesunde Herden anzustecken, welche dann schwere, zerstörende Epidemien zu überstehen haben, während die immunen Tiere, von denen die Infektion ausging, einen ganz gesunden Eindruck machen.

Im großen und ganzen verhalten sich die übrigen Babesiosen der Hämoglobinurie der Rinder ähnlich. Alle sind sehr gefährliche, todbringende Krankheiten. Um welche Krankheiten es sich handelt, und durch welche Zecken jede Babesie übertragen wird, haben wir oben im Speziellen Teil S. 939 ff. besprochen.

Gemeinsamer Charakter der Babesiosen ist die Zerstörung vieler roter Blutkörperchen, häufig daraus sich ergebende Hämoglobinurie.

Blutarmut und Gelbsucht sind häufige Symptome. Dazu kommen fast stets starke pathologisch-anatomische Veränderungen der inneren Organe, vor allem von Milz, Leber, Nieren und Lungen, wo auch die Parasiten sich in der Regel am häufigsten finden.

Bei den meisten Babesiosen läßt sich, wie bei der Hämoglobinurie der Rinder, eine akute und eine chronische Erkrankung unterscheiden. Erworbene Immunität, ähnlich erworben wie bei der Hämoglobinurie, ist allgemein verbreitet. Stets bleiben die immunen Tiere Parasitenträger.

Das Ostküstenfieber, erzeugt durch Theileria parva unterscheidet sich in mancher Beziehung von den anderen Babesiosen. Es fehlt die Hämoglobinurie; Abmagerung, starke Flüssigkeitsproduktion aller Schleimhäute, Oedem der Lunge, Ergüsse in seröse Höhlen, Knoten in der Niere, welche auf Infiltrate zurückgeführt werden, sind einige der typischen Symptome.

Während die anderen Babesiosen leicht durch Injektion infizierten Bluts zu übertragen sind, gelingt dies bei Theileria nicht; nur durch Einpflanzung von Milzstücken ist es bisher in wenigen Fällen möglich gewesen, eine Uebertragung zu erreichen. Ob der von Gonder beschriebene Entwicklungszyklus sich bestätigen wird und eine Uebereinstimmung mit oder Verschiedenheit von den übrigen Babesiosen erweisen wird, ist noch nicht abzusehen.

Alle Babesiosen werden durch Zecken übertragen, und zwar gehören sie alle zur Familie der Ixodiden, während keine Argasiden als Babesienüberträger bekannt ist. Während bei den meisten Babesiosen Uebertragung durch Vererbung auf dem Wege über Ovarialinfektion angenommen werden muß, vermögen infizierte Zecken die Theileria direkt bei erneutem Saugen zu übertragen.

Neuerdings durchgeführte Versuche, Babesiosen durch Injektion von Trypanblau, einem von Mesnil eingeführten Farbstoff, in die Blutbahn zu behandeln, scheinen gute Erfolge zu versprechen. Man hatte mit ihm bei Hundebabesiose und Texasfieber sehr gute Resultate, während es bei dem Küstenfieber der Rinder versagte.

Die Babesiosen sind weltweit verbreitet, doch kommen sie in größerer Ausbreitung und mehr bemerkbarer Wirkung in den Tropen vor. Ganz auf wärmere Klimate beschränkt scheint Theileria parva, der Erreger des Küstenfiebers, zu sein.

Auch bei den Babesien ist ähnlich wie bei den Plasmodien eine relativ große Anzahl von besonderen Arten beschrieben worden, welche sich durch meist recht geringfügige morphologische Unterschiede voneinander unterscheiden, aber im pathogenen Effekt und in der Spezifizität für ihren Wirt klar voneinander getrennt sind. Bei dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens müssen wir sie daher als gesonderte Arten betrachten, wenn wir auch noch nicht mit Sicherheit voraussagen können, ob sich diese Unterscheidung wird dauernd aufrecht erhalten lassen.

Schließlich sei hier noch angefügt, daß man bei Infektion mit Babesia und Theileria in den roten Blutkörperchen kleinste stark färbbare Gebilde nicht selten auffand, welche man anfangs für Stadien der Babesien hielt. Wegen ihrer Lage am Rand der roten Blutkörperchen wurden sie Anaplasma marginale Th. benannt. Sie bestehen aus einem runden oder ovalen stark färbbaren Korn; Vermehrung und Mehrfachinfektion wird angegeben.

Theiler hält die Form für einen besonderen Parasiten, der auch durch Zecken übertragen werde. Er entdeckte neuerdings eine weitere Form, die in der Mitte der Erythrocyten liegen als Anaplasma marginale var. centrale.

Aus dem Hund wurde Anaplasma canis Basile beschrieben. Es ist noch nicht sicher, ob es sich wirklich um einen Organismus handelt, und wenn es einer sein sollte, ist die Protozoennatur sehr fraglich. Manche Untersucher halten das Gebilde für einen normalen oder pathologischen Bestandteil des roten Blutkörperchens.

## II. Ordnung.

# Gregarinae.

Die Gregarinen, einkernige, mittelgroße oder große Protozoen, sind meist durch ein relativ langdauerndes agames Stadium ausgezeichnet, welches durch seinen oft eigenartigen Bau für die Ordnung sehr charakteristisch ist. Dieses Stadium ist im Gegensatz zu den Coccidiomorphen niemals während seiner ganzen Entwicklung intracellulär. Die Befruchtung findet nach Syzygienbildung (vgl. S. 220) zwischen zwei Individuen, welche in zahlreiche Gameten zerfallen,

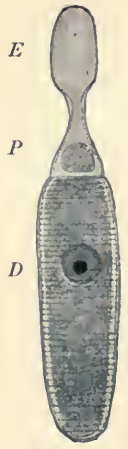



Fig. 975.

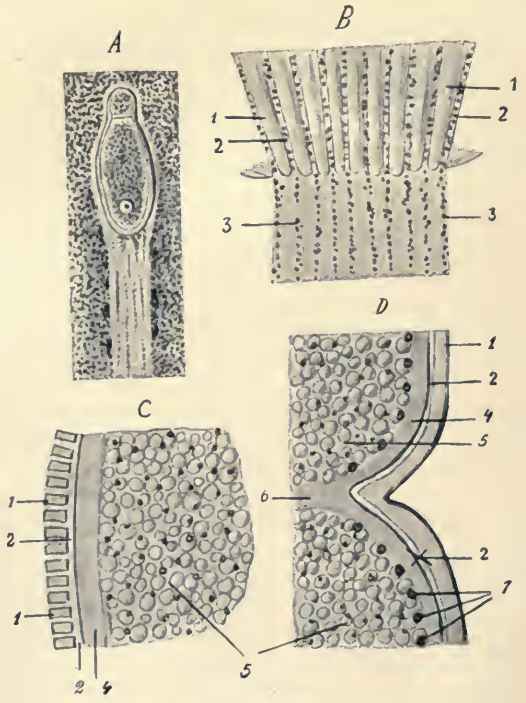



Fig. 976 A—D.

Fig. 975. Schema einer Gregarine. *E* Epimerit. *P* Protomerit. *D* Deutomerit. (Nach Ai. Schneider aus Wasielewski.)

Fig. 976 A—D. Clepsidrina Munieri Schneid. A In Bewegung begriffenes Tier, welches in fein zerriebener Tusche eine Gallertspur hinterläßt. B Hinterende desselben. *1* Cuticularippen. *2* Furchen. *3* austretende Gallertfäden. C Stück eines Quer-, D eines Längsschnittes. *1* Cuticula mit Rippen. *2* Gallertschicht, durch die Furchen nach außen offen. *4* Ektoplasma. *5* Endoplasma. *6* Fortsetzung des Ektoplasma als Scheidewand zwischen Proto- und Deutomerit. *7* Muskelfibrillen. (Aus Lang nach Schewiakoff.)

als Isogamie oder Anisogamie statt. Aus der Zygote bildet sich eine einzige Spore, welche mehrere Sporozoiten enthält.

Die erwachsenen Gregarinen haben zum Teil eine sehr charakteristische Form. Während die primitiveren Arten mehr oder weniger metabol sind, infolgedessen keine sehr konstante Körperform und keine besonderen Differenzierungen der Körperteile aufweisen, zeigen die übrigen Arten eine deutliche Zwei- oder Dreiteilung des meist wenig beweglichen Körpers: man unterscheidet ein Anheftungsorgan am Vorderende des Körpers, den Epimeriten, welcher mit allen möglichen Anhängen, Zähnen, Widerhaken besetzt sein kann; der eigentliche Zellleib ist durch eine ektoplasmatische Brücke abermals in zwei Teile zerlegt, welche auch äußerlich oft durch eine Furche getrennt erscheinen. Der vordere, Protomerit genannt, ist gewöhnlich kürzer und breiter als der hintere, Deutomerit genannte, welcher fast stets den Kern enthält (Fig. 975).

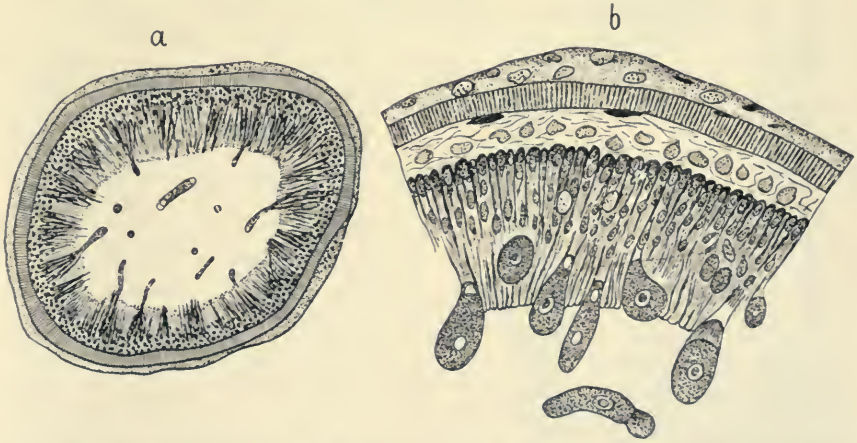



Fig. 977 a—b. Infektion des Darmes der Mehlkäferlarve durch Gregarina polymorpha. Querschnitte. (Aus Wasielewski nach Pfeiffer.)

Die ektoplasmatische Scheidewand ist sehr dicht und trennt das Entoplasma beider Teile so vollkommen, daß keine Vermischung bei den Bewegungen der Gregarine stattfindet, und daß ein Teil für sich ausfließen kann, wenn man durch Druck das Ektoplasma sprengt.

Das Ektoplasma zeigt oft einen komplizierten Bau, indem es aus 4 Schichten zusammengesetzt sein kann. Zu äußerst befindet sich eine Cuticula (auch als Epicyt bezeichnet), eine widerstandsfähige Abscheidung des Ektoplasmas, die den ganzen Körper überzieht, und aus welcher auch die Häkchen, Zähne und Fäden am Epimerit bestehen. Sie ist auf der Oberfläche mit Längsrippen bedeckt, welche vom Vorderende nach dem Hinterende verlaufen. Zwischen den Rippen befinden sich Furchen, aus denen ein gallertiges Sekret hervordringt, welches bei der Bewegung der Tiere die S. 45 geschilderte Rolle spielt.

Diese Gallerte stammt aus der zweiten ektoplasmatischen Schicht, welche unter der Cuticula gelegen ist, der Gallertschicht (Fig. 976 C u. D *2*).

Auf die beiden genannten Schichten, welche nur Ausscheidungen darstellen, folgt das eigentliche lebende Ektoplasma. Aus diesem

besteht auch bei den mehrkammerigen Formen die Zwischenwand zwischen Proto- und Deutomerit, bei den Gregarinen wird diese (dritte) Schicht auch Sarkocyt genannt.

Die vierte Schicht (Myocyt oder Fibrillenschicht) bildet schon den Uebergang zum Entoplasma: sie ist durch die Entwicklung von muskelfibrillenartigen Fasern ausgezeichnet, welche ringförmig um den Körper laufen. Demgemäß kann man sie nur auf Längsschnitten erkennen, wo sie einen ungefähr kreisförmigen Durchschnitt zeigen (Fig. 976 D 7). Sie sind es jedenfalls, welche die ruckweisen Zusammenziehungen und Bewegungsvorgänge am Körper der Gregarinen herbeiführen.

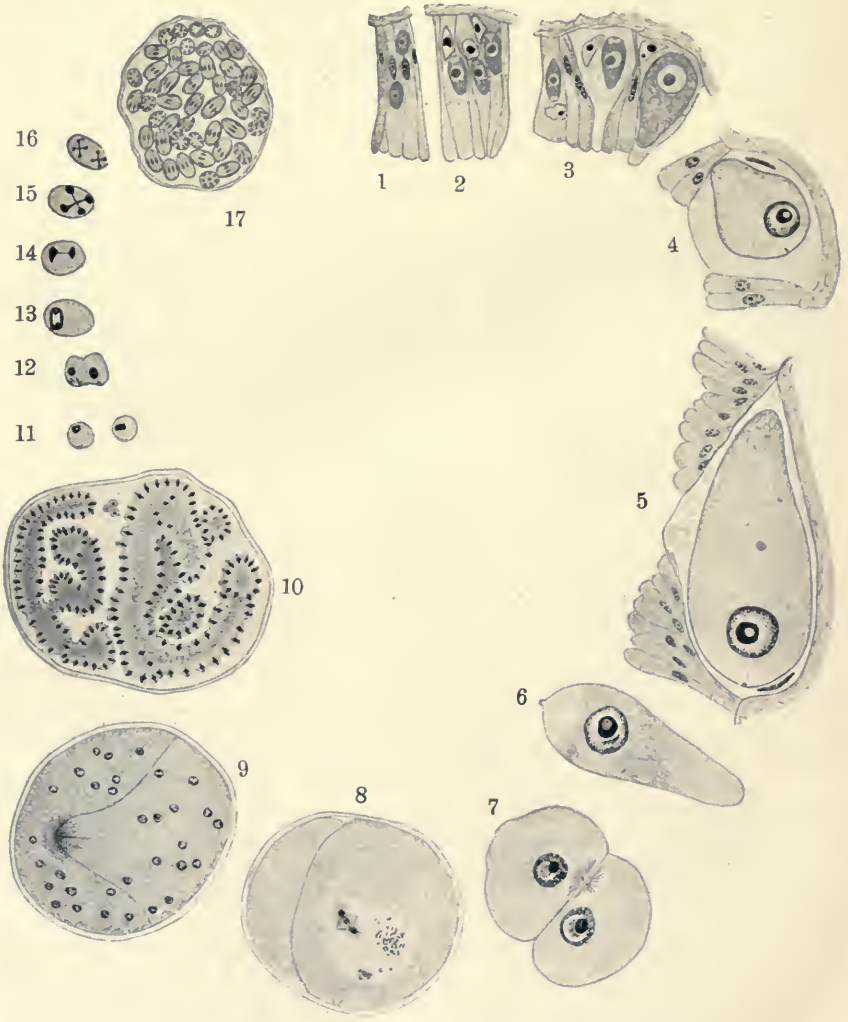



Fig. 978. Zeugungskreis von Lankesteria ascidiae. 1—5 intracelluläre Wachstumsperiode der Gregarine. 6 freie Darmgregarine. 7 Syzygienbildung (gemeinsame Encystierung). 8—10 Gametenbildung. 11—13 isogame Kopulation. 14—16 Kernvermehrung in der Zygote. 17 reife Cyste mit zahlreichen Sporen, in denen die Sporozoiten schon ausgebildet sind. (Nach Siedlecki aus Lühe.)

Ob dieser Aufbau des Ektoplasmas allgemeine Verbreitung hat, ist fraglich; ja er wird von manchen Autoren überhaupt bestritten.

Das Entoplasma ist in der Regel sehr dicht, mit großen Granulationen erfüllt, von denen die Mehrzahl aus Paraglykogen (auch Zooamylum genannt), einer dem Glykogen nahestehenden Substanz, besteht (vgl. S. 106). Außerdem sind im Entoplasma auch alle möglichen sonstigen Granulationen, Kristalle von proteinartigen Substanzen und oxalsaurem Kalk, angeblich Chromidien, Fettkugeln etc. gefunden worden. Das Paraglykogen ist meist im Deutomerit angehäuft, fehlt meist im Protomerit. Bei manchen Formen findet sich in letzterem reichlich der Reservestoff Volutin.

Die Gregarinen sind meist milchweiß, grau, gelblich oder bräunlich gefärbt, selten orangefarbig; im durchfallenden Licht erscheinen sie im Mikroskop infolge der vielen stark lichtbrechenden Inhaltskörper des Protoplasmas fast schwarz.

Vakuolen kommen selten vor, nie erreichen sie eine erhebliche Größe. Kontraktile Vakuolen fehlen stets. Doch scheinen bei manchen Formen Exkretionsorgane in Form von nicht-kontraktilen Lakunen mit ausführendem Kanal vorzukommen.

Der Kern, stets in der Einzahl vorhanden, ist groß, bläschenförmig, kugelig und enthält meist einen sehr großen, ebenfalls kugeligen, manchmal wurstförmigen Binnenkörper.

Es ist jedoch hervorzuheben, daß bei gewissen großen, kompliziert gebauten Gregarinen im Protomeriten ein kleines kernartiges, sich auch wie ein Kern färbendes Gebilde vorkommt, welches als Protomeritenkern bezeichnet wird. Seine eigentliche Natur und Entstehung sind noch unbekannt (vgl. Fig. 979 *Nn*), seine Kernnatur wohl zu bezweifeln.

Fig. 979.

Fig. 980.

Fig. 979. Nina (Pterocephalus) indica Merton. Form mit eigenartigem Kernbau und Protomeritenkern (*Nn*). (Nach Merton.)

Fig. 980. Eirmocystis polymorpha. Verklebung. (Aus Wasielewski nach Léger.)

Die Größe der Gregarinen ist je nach den Arten sehr verschieden, man kennt solche von nur 10 μ und solche von bis zu 16 mm Durchmesser.

Sehr häufig sind bei den Gregarinen Verklebungen der Individuen zu mehreren, oft zu langen Ketten, wobei je ein Individuum mit dem Vorderende am Hinterende des vorderen hängt (Fig. 980). Es kommen auch verzweigte Ketten vor. Die Verklebungen sind wohl nur durch die Gallertausscheidung bedingt. Sie sind interessant durch die Aehnlichkeit mit der Syzygienbildung; unter einer Syzygie versteht man die Vereinigung zweier Individuen, wobei man das vordere als

den Primiten, das hintere als den Satelliten bezeichnet. Letzterer haftet mit seinem Vorderende am Hinterende des Primiten. Der Satellit bildet seinen Epimeriten, oft auch den ganzen Protomeriten zurück.

Die Syzygienbildung, welche oft schon auf frühen Wachstumsstadien ein männlich und ein weiblich determiniertes Individuum vereinigt, ist wichtig als Einleitung zu den Befruchtungsvorgängen.

Ueber letztere sind in den letzten 20 Jahren zahlreiche Untersuchungen gemacht worden, welche wichtige Resultate gehabt haben.

Nach diesen Untersuchungen verläuft die agame Entwicklung der aus den Sporozoiten entstehenden Gregarinen in sehr verschiedener Weise. Es entstehen durch intensives Wachstum die vielfach so sehr voneinander abweichenden Gregarinenformen. Die Konjugation, bei deren Vorbereitung stets zwei wohl in allen Fällen geschlechtlich differenzierte Individuen in einer Cyste vereinigt werden, kommt in

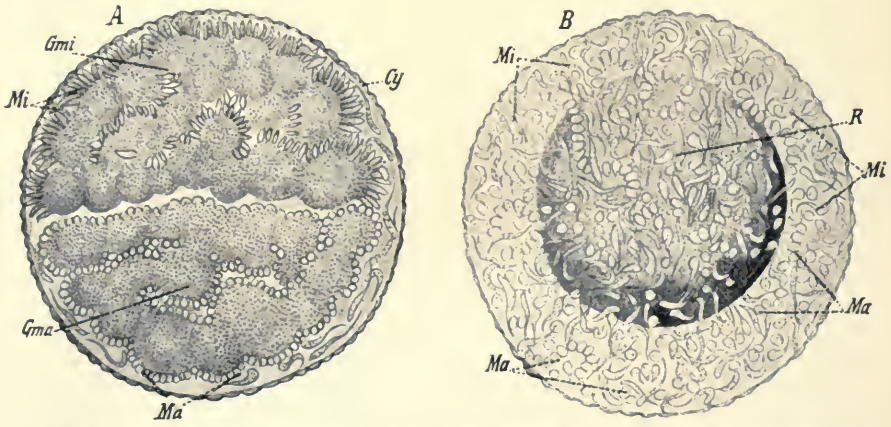



Fig. 981 A u. B. Gametenbildung und Befruchtung bei der Gregarine Stylorhynchus longicollis F. St. A Die beiden gemeinsam encystierten Individuen in der Umwandlung in zahlreiche Merogameten begriffen. *Gmi* erzeugt die bewegliche Sorte der Gameten (*Mi*), *Gma* die unbewegliche Sorte (*Ma*). B Umeinanderwirbeln der Gameten beim Befruchtungsakt. *Cy* Cyste. *R* Restkörper. (Nach Léger.).

allen Erscheinungsformen, von absoluter Isogamie bis zu extremer Anisogamie, vor. Die metagame Entwicklung, speziell die Sporenbildung, weist nicht viel Unterschiede bei den einzelnen genau untersuchten Formen auf. Doch sind die Sporen selbst in ihrer äußeren Erscheinung sehr mannnigfaltig.

In ihrem Verhalten zum Wirt und in ihren Wachstumserscheinungen zeigen die Gregarinen folgende Haupttypen:

1) Formen mit intracellulärer Wachstumsperiode; die herangewachsene Gregarine gelangt durch Zerstörung der Wirtszelle in den Darm des Wirts (Monocystideen, Fig. 978, 1—5, und Stenophoriden).

2) Formen, welche durch das Darmepithel durchwandern und erst im Cölom ihrer Wirte heranwachsen (Monocystideen).

3) Formen, bei denen die Sporozoiten sich zunächst mit einem spitzen Fortsatz an das Epithel befestigen, worauf erst der in der Darmepithelzelle steckende Teil stark heranwächst und auch den Kern enthält. Dann beginnt der außerhalb der Zelle liegende Teil

viel stärker zu wachsen, Proto- und Deutomeriten zu bilden und die endgiltige Form der Gregarine auszubilden, wobei der Kern in den Deutomeriten verlagert wird (Polycystideen; Beispiele: Stylorhynchus, Gregarina).

4) Formen, bei denen der Sporozoit mit einem dünnen Vorderende in die Wirtszelle eindringt. Dieser Teil wird zu einem Epimeriten, der stets relativ klein bleibt, abgestoßen und regeneriert werden kann, während der außerhalb der Zelle befindliche, stets den Kern enthaltende Teil stark heranwächst und Proto- und Deutomerit entwickelt (Polycystideen; Beispiel: Pyxinia, Fig. 1017, S. 988).

5) Formen, welche sich mit dem Epimeriten nur oberflächlich in den Epithelzellen befestigen, die heranwachsende Gregarine bleibt stets vollkommen extracellulär, sie entwickelt aber fadenförmige Fortsätze, welche zum Teil tief ins Epithel eindringen (Polycystideen; z. B.: Pterocephalus, Fig. 1015 u. 1016, S. 986 u. 987).

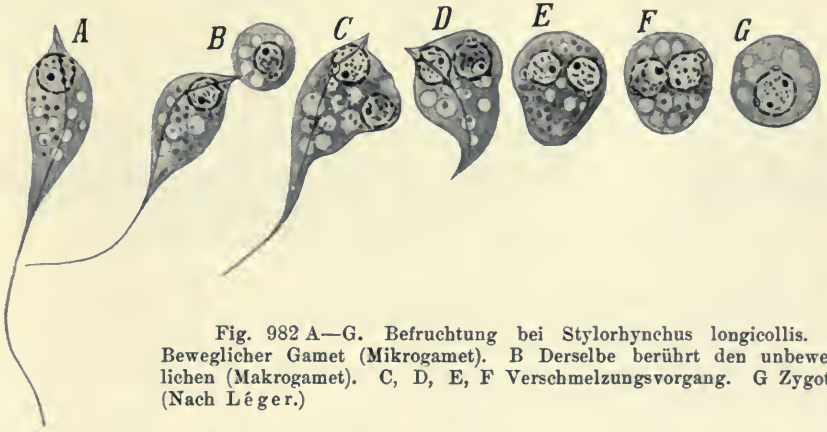



Fig. 982 A—G. Befruchtung bei Stylorhynchus longicollis. A Beweglicher Gamet (Mikrogamet). B Derselbe berührt den unbeweglichen (Makrogamet). C, D, E, F Verschmelzungsvorgang. G Zygote. (Nach Léger.)

Viele Arten findet man nach einiger Zeit frei im Darm des Wirts, wo sie eventuell miteinander verkleben, wie schon oben erwähnt wurde, und zu ihrer vollen Größe heranwachsen (Fig. 980, 1011 I).

Bei allen tritt nach einer gewissen Zeit Encystierung ein, wobei normalerweise zwei Individuen sich aneinander legen, sich abrunden und mit einer Hülle umgeben. Die Cyste selbst ist meist noch in einer dicken Gallerthülle eingeschlossen (Fig. 998, S. 973). Einzelne encystierte Individuen degenerieren wohl stets und schreiten jedenfalls nicht zur Gametenbildung und Kopulation. Bei manchen Arten (Gregarina polymorpha, G. ovata) ist die geschlechtliche Verschiedenheit zweier in einer Cyste vereinigten Individuen an der verschiedenen Färbbarkeit ihres Plasmas erkennbar. Auch im Wachstum können sich beide Individuen verschieden verhalten (vgl. unten S. 985).

Der normale Vorgang ist die gemeinsame Encystierung von zwei Individuen, welche oft vorher schon lange in einer Syzygie vereinigt gewesen waren. In beiden Individuen tritt dann, ohne daß die Grenzen ihrer Körper sich verwischt hätten, eine intensive Kernvermehrung ein (vgl. Fig. 978 u. 993). Dabei zerfällt der große Gregarinenkern mit seinem mächtigen Karyosom, und aus einem kleinen Teil seiner Masse bildet sich ein kleiner neuer Kern, welcher meist sogleich in Gestalt

einer Spindel sichtbar wird (vgl. Fig. 984). Es folgen zahlreiche Karyokinesen, welche vielfach durch sehr schön ausgebildete Centrosomen ausgezeichnet sind (Fig. 985, 986).

Fig. 983 A—F'.

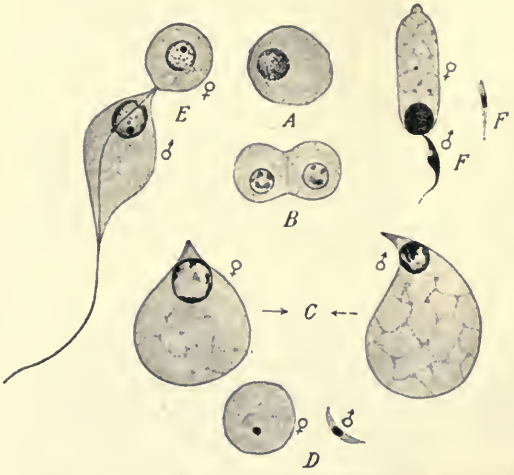



Fig. 984.

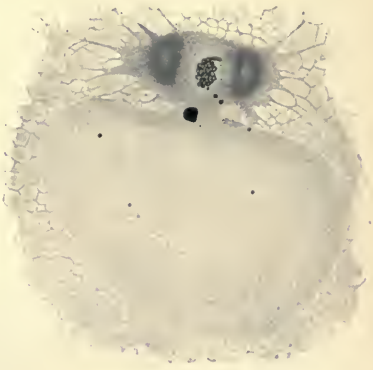


Fig. 983 A—F'. Zusammenstellung der Haupttypen der Gameten bei Gregarinen. (Nach Schellack.)

| | |
|---|---|
| A Eine Monocystis-Art des Regenwurms. (Nach Cuénot.) | Isogamie. |
| B Gregarina ovata. (Nach Schnitzler.) | |
| C Urospora lagidis. (Nach Brasil.) | Anisogamie. |
| D Schaudinella Henleae. (Nach Nusbaum.) | |
| E Stylorhynchus longicollis. (Nach Léger.) | |
| F Pterocephalus nobilis. (Nach Dubosceq und Léger.) | |
| F' Mikrogamet von Echinomera hispida. | |

Fig. 984. Monocystis rostrata Muls. Umbildung des großen Kerns in den Kleinkern vor der Gametenbildung. (Nach Mulsow.)

Fig. 985.

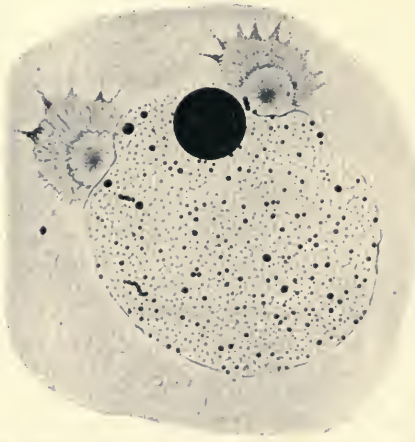


Fig. 986.

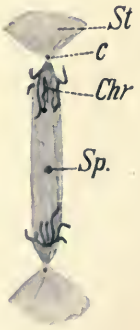



Fig. 985. Centrosomen bei Monocystis rostrata Muls. (Nach Mulsow.)

Fig. 986. Kernteilungsspindel der Gregarine Stylorhynchus longicollis F. St. *C* Centrosom. *Chr* Chromosomen. *Sp* Spindel. *St* Strahlung. (Nach Léger.)

In den Spindeln sind oft ungerade Chromosomenzahlen (3, 5) gefunden worden; das unpaare Chromosom, das oft länger ist als die übrigen und eine besondere Stellung in der Spindel einnehmen kann, nennt man das „axiale Chromosom“. Bei den Mitosen bleiben die Kernmembranen lange erhalten. Vielfach sind sehr deutliche Centrosomen mit kräftigen Plasmastrahlungen ausgebildet (Fig. 986, 991).

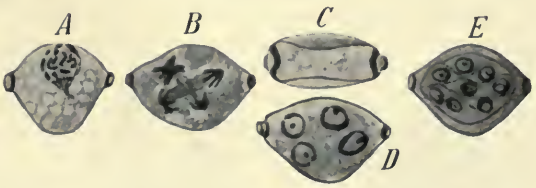



Fig. 987 A—E. Sporenentwicklung bei Stylorhynchus longicollis F. St. A Auftreten des Centrosoms am Synkaryon. B Stadium der zwei Spindeln. C und D Stadium der 4 Kerne. E Fertige Spore mit Sporozoiten. (Nach Léger.)

Die Kernteilungen erfolgen zunächst im ganzen Körper der in der Cyste eingeschlossenen Gregarinen.

Fig. 988 A u. B. Cölomgregarinen. A Cysten einer Cölomgregarine auf dem Darm der Larve von Tipula. B Profilansicht einer ähnlichen Form.

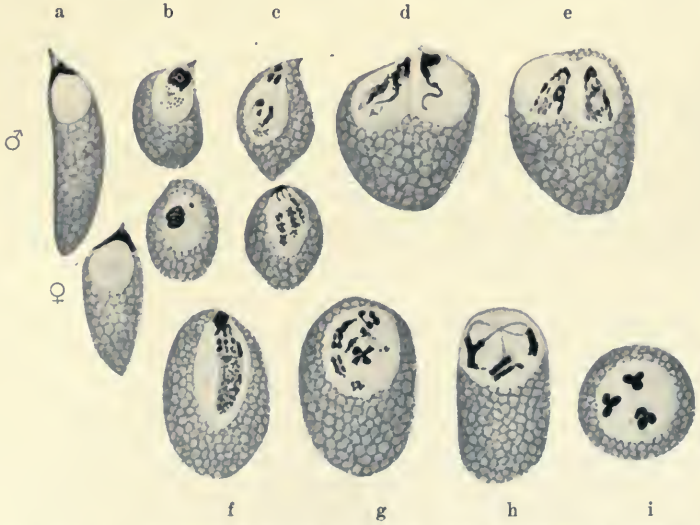



Fig. 989 a—i. Gametenentwicklung und Kopulation bei Gregarina ovata. a—c Entwicklungsstadien der männlichen (♂) und weiblichen (♀) Gameten, a kurz nach der Ablösung, b etwas spätere Stadien. c Reife Gameten. d u. e Kopulation. f Spindelbildung des Synkaryons. g Rückgebildete Spindel. h u. i Spätere Stadien der Zygote, i von oben. Vergr. ca. 1500. (Nach Schellack.)

Die entstehenden kleinen Kerne sammeln sich allmählich an der Peripherie der Syzygiten oder von lappenförmigen Teilen derselben an, indem sich gleichzeitig kugelige oder stäbchenförmige Plasmaportionen um sie abgrenzen: Perlenstadium (Fig. 978, 10, 993 e). Ein großer Teil des Körpers bleibt als Restkörper zurück. In ihm werden bei manchen Formen Kerne zurückgelassen, welche später degenerieren und von manchen Autoren den Gametenkernen als somatische Kerne gegenübergestellt werden. Die sich abgrenzenden Plasmaportionen werden zu den Gameten, welche bei manchen Arten geringe oder gar keine Unterschiede zeigen (Isogameten), bei manchen anderen jedoch sehr verschieden sein können (Anisogameten). Die in einer Cyste vereinigten Individuen (die Syzygiten) erweisen sich im letzteren Fall als geschlechtlich differenziert, indem das eine Makro-, das andere Mikrogameten hervorbringt (Fig. 1006 u. 1007). In manchen Fällen weist übrigens das Plasma der Syzygiten eine Verschiedenheit in Struktur und Färbbarkeit auf, in anderen nicht. Meist sind die beiden Gametenformen in der Größe nicht allzusehr verschieden, um so mehr aber in manchen Fällen in der Struktur und Beweglichkeit (vgl. Fig. 981 u. 982). Die Gametenkerne erfahren vor der Befruchtung eine typische Reduktion; so wird bei Monocystis rostrata die Normalzahl von 8 Chromosomen auf 4 in den reifen Gametenkernen reduziert (Fig. 990).

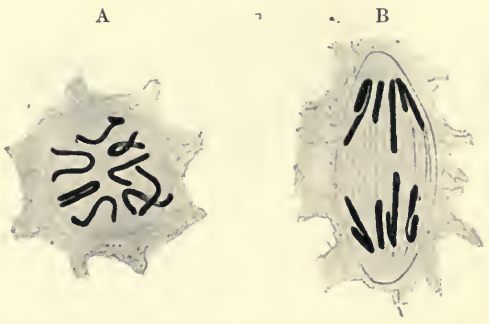



Fig. 990 A u. B. Monocystis rostrata. Chromosomenreduktion bei der Gametenbildung. A Progametenkern mit 8 Chromosomen. B Spindel einer Teilung, in deren Verlauf jeder Tochterkern nur 4 Chromosomen erhält. (Nach Mulsow.)

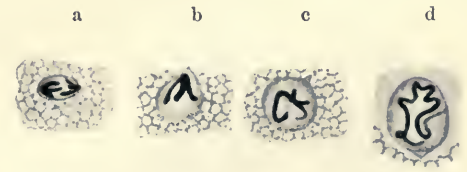



Fig. 991 a—d. Chromosomen in den Cystenkernen von Gregarina ovata. Vergr. 1200. (Nach Schellack.)

Wenn die Gameten sich vom Plasmaleib losgelöst haben, nehmen sie ihre endgiltige Form an. Die großen Restkörper fließen zusammen und haben oft noch wichtige Aufgaben zu erfüllen. Bei manchen Formen bildet der vereinigte Plasmarest Pseudopodien und gerät in lebhafte Bewegungen, durch welche mehr als durch die geringe Eigenbeweglichkeit der Mikrogameten die Kopulanten zusammengebracht werden. Die Restkörpermasse ordnet sich später vielfach außen in der Cyste an und dient noch bei der Bildung des Sporangiums.

In der Zygote nimmt das Synkaryon oft die spindelförmige Gestalt an, wie sie auch bei Coccidien vorkommt und als Befruchtungsspindel bezeichnet wird (Fig. 989).

Jede Zygote wandelt sich in eine spindelförmige Spore (früher Pseudonavicelle genannt) um (Fig. 987 u. 992); deren Kern teilt sich mehrmals, und um die entstehenden (gewöhnlich 8) Kerne sondert

sich je ein Sporozoit ab. Diese sind lang-spindelförmig (früher sog. sichelförmige Keime) und in einem dichten Bündel um einen Restkörper vereinigt (Fig. 987 E). Die Kerne liegen in den Sporozoiten nicht zentral, wie sie in den meisten Figuren schematisch eingezeichnet sind, sondern an dem einen Ende (Fig. 1004).

Die in der ursprünglichen Cyste um den Restkörper regellos oder in bestimmter Anordnung (Fig. 999) vereinigten Sporen können nun aus dem Darm des Wirts entleert werden; sie verlassen ihre Cyste entweder, indem Quellung des Restkörpers diese sprengt, oder indem sie durch einen besonderen Mechanismus entleert werden; diese Vor-

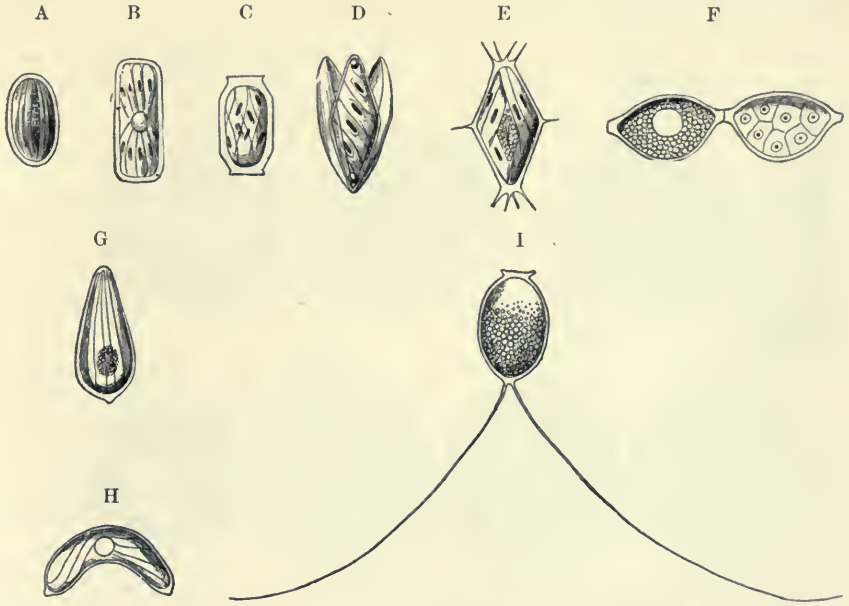



Fig. 992 A—I. Gregarinensporen, etwas schematisiert. A Ovale Spore von Gregariniden. B Zylindrische Spore von Dactylophoriden (Echinomera, Pterocephalus). C Faßförmige Spore von Gregarinenarten. D Spindelförmige Spore von Actinocephaliden. E Doppelkegelförmige Spore mit Stachelkränzen (Acanthosporidae). F Geldbörsenförmige, in Ketten verbundene Sporen der Stylorhynchiden. G Sackförmige Spore von Gonospora terebellae (Koell.). H Halbmondförmige Sporen der Menosporidien. I Geschwänzte Spore. (Nach Léger aus Wasielewski.)

richtungen bestehen in Sporodukten, Röhren, welche in das Innere der Cyste hineinreichen und sich bei Einwirkung von Feuchtigkeit handschuhfingerartig umkrempeln, indem sie nach außen die Gallerthülle der Cyste durchbohren (Fig. 993 h, 994 u. 1013). In anderen Fällen wandelt sich der Restkörper des einen Syzygiten in einen exzentrisch gelegenen Quellkörper um, durch dessen Ausdehnung die Cyste zersprengt und die Sporen entleert werden (Fig. 1014, S. 984).

In solchen Fällen ist die ganze Einrichtung für die Ausschleuderung der Sporen ein vom Mutterkörper mit prospektiver Bedeutung ausgebildetes, vom mütterlichen Protoplasma aufgebautes Erzeugnis. Es empfiehlt sich für manche Betrachtungen, solche komplizierten Sporenbehälter von den einfachen Cysten der übrigen Protozoen zu unter-

scheiden und sie durch die Bezeichnung als Sporangien den entsprechenden Bildungen bei Mycetozoen und Protophyten an die Seite zu stellen (vgl. Fig. 993, 994, 1013 u. 1014, S. 984).

Während bei den Monocystideen die Cysten einfach sich durch Platzen entleeren, sind die Cysten der Polycystideen Echinomera hispida (Fig. 1014) und der Gregarina-Arten (Fig. 1018) Beispiele von komplizierteren Sporangien.

Die Sporen sind gegen Austrocknung durch ihre Schale sehr gut geschützt; sie müssen, um Weiterentwicklung zu ermöglichen, in den Darm des spezifischen Wirts gelangen, wo sie platzen und die Sporozoiten entlassen, welche wieder zum Darmepithel wandern und dort den Entwicklungskreis von neuem beginnen.

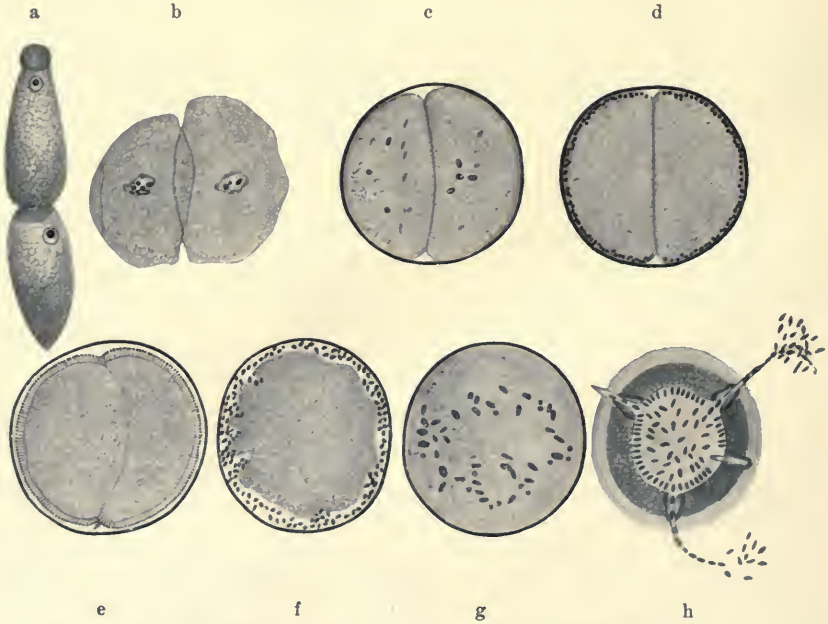



Fig. 993 a—h. Geschlechtliche Fortpflanzung bei Gregarina ovata (L. Dufour). a Syzygie. b Encystierung der Syzygiten. c Kernvermehrung in den Syzygiten. d Anordnung der Kerne an deren Oberfläche. e Beginn der Gametenbildung. f Die losgelösten Gameten vor der Verschmelzung; Bewegung des Plasmarestes. g Sporenwanderung ins Innere der Cyste. h Ausschleuderung der Sporen aus dem Sporangium durch die Sporodukte. (Nach Rähler, Schnitzler und Schellack.)

Ganz selten fehlt die Sporenbildung; die ursprüngliche Cyste enthält dann zahlreiche freie Sporozoiten.

Die Sporenhülle ist eine doppelte, indem sie meist aus zwei Lagen besteht, welche als Epispor (oder Exospor) und Endospor bezeichnet werden (Fig. 992 D u. 1004). Die Form der Sporen ist sehr mannigfaltig und dient bei der systematischen Abgrenzung der Arten als geeignetes Merkmal (Fig. 992). Zum Ausschlüpfen der Sporozoiten sind entweder Oeffnungen präformiert oder die Spore öffnet sich in zwei Klappen.

Die Sporen öffnen sich unter dem Einfluß des Darmsaftes des zugehörigen Wirtes (aber auch anderer Tiere), worauf die Sporozoiten

aus der Endospore auskriechen und unter gleitenden und ruckweisen Knickbewegungen Zellen aufsuchen, in denen sie sich weiter entwickeln.

Die Gregarinen sind fast ausschließlich Darm- oder Leibeshöhlenparasiten bei niederen Tieren. Sie wurden bei Echinodermen, Würmern, Mollusken, Molluscoiden und Tunicaten, vor allem aber bei Anneliden und Arthropoden gefunden. In Vertebraten sind sie bisher noch gar nicht gefunden worden.

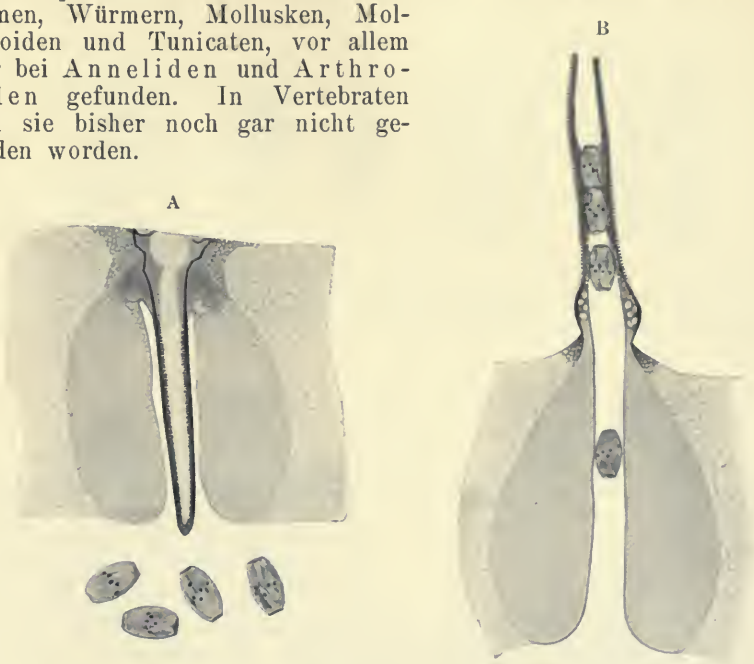



Fig. 994 A und B. Sporodukte von Clepsidrina ovata. B Im ausgestülpten Zustand. Die Unterseite der beiden dargestellten Schnittteile durch die Wand der Syzygieneyste ist gegen deren Inneres gewandt. Vergr. 575. (Nach Schnitzler.)

Im Darm können die jungen Gregarinen oft große Strecken des Epithels befallen (Fig. 977, S. 961; Fig. 995); auch frei im Darmlumen findet man die Tiere oft in großen Scharen, welchem Umstand sie ihren Namen verdanken.

Die sogenannten Cölomformen sitzen in den äußeren Schichten der Darmwand und wölben dieselben bei ihrem Wachstum meist kugelförmig vor (Fig. 988 A u. B, S. 967). Sie encystieren sich auch an dieser Stelle. Ihre Sporen verlassen dann mit anderen Entleerungen der Leibeshöhle (z. B. Geschlechtsprodukten) den Wirt, oder kommen erst nach dem Tode ihres Wirts ins Freie. Manche Formen kommen auch frei im Cölom und den Blutgefäßen, an den Segmentalorganen etc. vor.

Alle Gregarinen ernähren sich auf osmotischem Wege. Für manche

Fig. 995. Abschnitt der Oberfläche des Darmepithels eines Scolopenders, welche mit regelmäßig, parallel angeordneten, in den Furchen sitzenden Gregarinen (Pterocephalus nobilis) besetzt ist. (Nach Siedlecki.)

Formen wird angenommen, daß die Aufnahme der Nährflüssigkeit nicht an der ganzen Körperoberfläche erfolge, sondern an dem Anheftungsende eventuell durch Vermittlung der oft tief ins Gewebe

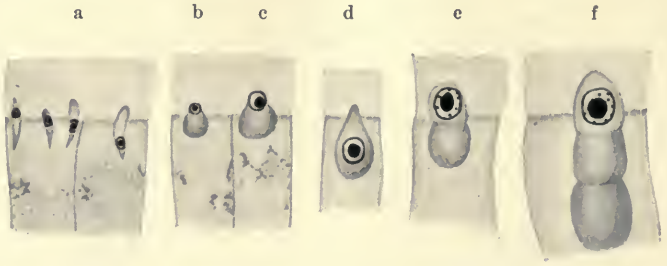



Fig. 996 a—f. Entwicklung der Gregarina cuneata F. St. im Mehlwurmdarm vom Sporozoiten (a) bis zur deutlichen Trennung von Epimerit, Protomerit und Deutomerit (f). (Nach Léger und Duboscq.)

eindringenden Haftfasern und sonstigen Fortsätze des Vorderendes (vgl. Fig. 997, 1010 u. 1015—1017). So soll nach Léger und Duboscq der Epimerit von Pyxinia durch die Epithelzellen des Darms hindurch in die Blutlakunen der Submucosa des Wirts reichen. Bei Stylorhynchus findet sich ein Kanal, welcher vom Grund des Epimeriten durch den Protomeriten bis in das Plasma des Deutomeriten reicht und wahrscheinlich der Leitung von Nahrung dient.

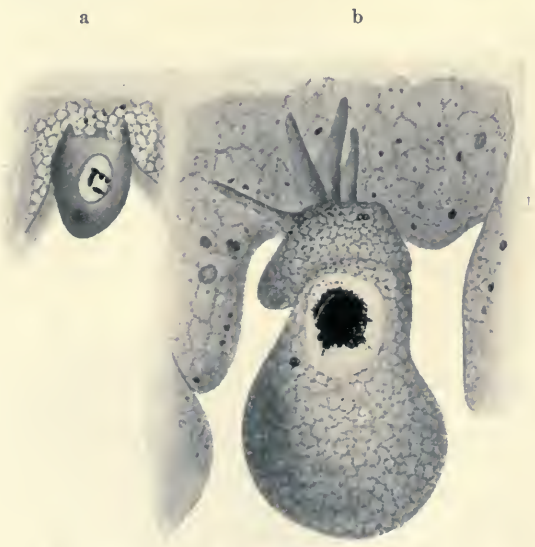



Fig. 997 a u. b. Wachstumsstadien von Echinomera hispida A. Schn. a Junges Tier an der Epithelzelle. b Wachstum und Bildung der Haftfortsätze. Vergr. 800. (Nach Schellack.)

Bei einer Form gibt Drzewiecki Vorkommen von Mundöffnung, Peristom und Zellafter an; es ist dies Stomatophora coronata (Hesse), welche in einem afrikanischen Wurm (Pheretima sp.) vorkommt und sich von dessen Samenfäden ernährt, die in Nahrungsvakuolen eingeschlossen werden.

Ihren Wirten fügen sie, soweit es bis jetzt bekannt ist, keinen sonderlichen Schaden zu. Lebens- und Vermehrungsweise machen die meisten Formen nicht sehr geeignet zu Krankheitserregern.

Es gab eine Zeit, in welcher man aufs eifrigste nach Gregarinosen des Menschen und der höheren Tiere suchte, und in der man solche beschrieben hat. Der Nimbus, den auf diese Weise die Gregarinen

eine Zeitlang für die praktische Medizin gewonnen hatten, ist ihnen wieder genommen worden. Man kennt heute überhaupt keine eigentlich pathogenen Gregarinen, auch keinen einzigen Angehörigen dieser Ordnung beim Menschen oder irgendeinem Wirbeltier.

Sämtliche Telosporidia, welche pathogene Bedeutung haben, üben ihre gefährliche Wirkung auf den Wirtsorganismus im Zusammenhang mit Zellparasitismus aus. In allen denjenigen Fällen, in denen man eine besondere Einwirkung von Gregarinen auf den Wirtsorganismus feststellte, handelte es sich um in Zellen oder doch in Geweben schmarotzende Stadien der betreffenden Arten. Es ist ja wohl anzunehmen, daß im Darm und in der Leibeshöhle frei vorkommende Gregarinen, abgesehen von der Entziehung von Stoffen, auch durch Ausscheidung von Stoffwechselprodukten in ähnlicher Weise schädigend auf den Wirt wirken, wie etwa Bandwürmer und große Nematoden etc. Aber ähnlich, wie in diesen Fällen, ist die Schädigung wohl ganz selten eine irgendwie erhebliche. Die außen an den Epithelien

Fig. 998.

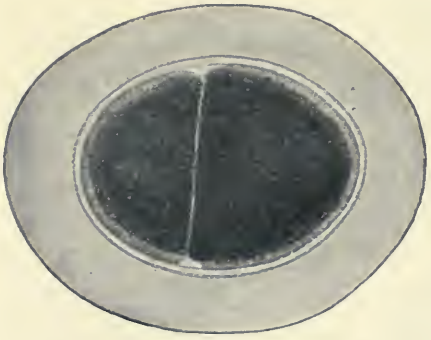


Fig. 999.

Fig. 998. Cyste von Gregarina Munieri (Ai. Schn.) mit dicker Gallerthülle. (Nach Ai. Schneider aus Wasielewski.)

Fig. 999. Cyste von Lithocystis Schneideri mit Sporen, welche zu sternförmigen Gruppen vereinigt sind. Der große Restkörper besteht zum größten Teil aus Kristallen von oxalsaurem Kalk. (Nach Léger aus Lühe.)

haftenden Gregarinen schädigen diese ebenfalls nicht sehr stark, da ihr Einfluß sich erst im Verlauf längerer Zeiträume bemerkbar macht. Er ist ein ähnlicher, wie derjenige der zellparasitischen Stadien von Gregarinen, welche die Zellen zuerst zu Hypertrophie und im Anschluß daran zu Degeneration veranlassen. Der Epithelverlust kann aber in solchen Fällen meist leicht durch Regeneration gedeckt werden, da es sich fast ausschließlich um Formen ohne Schizogonie, d. h. ohne multiplikative Fortpflanzung handelt. Das infizierte Tier wird also nicht fortgesetzt stärker angegriffen, wenn nicht der Zufall immer neue Infektionen veranlaßt. Und die langdauernde, langsame Entwicklung der Gregarinen verteilt die schädigenden Einflüsse auf einen längeren Zeitraum.

Nach den neueren Forschungen teilen wir die Gregarinen in 2 Unterordungen; dies System ist wohl noch kein ganz natürliches, vor allem werden wohl die Schizogregarinen aufzuteilen und zum Teil wenigstens unter die Eugregarinen einzureihen sein.

1) Eugregarinaria Doflein.

Gregarinen ohne Schizogonie, mit anisogamer oder isogamer Befruchtung, jede Syzygie liefert zahlreiche Zygoten und damit Sporen.

2) Schizogregarinaria Léger.

Gregarinen mit Schizogonie, isogamer Befruchtung, wobei eine Syzygie entweder nur eine oder viele Sporen liefert.

### 1. Unterordnung.

### **Eugregarinaria** Doflein.

Die Eugregarinarien sind typische Gregarinen ohne Schizogonie, mit lange dauernder Wachstumsperiode der agamen Individuen, welche als Syzygiten zu je zweien sich gemeinsam encystieren, um die Gameten zu erzeugen. Die Kopulation ist isogam oder anisogam. Die Sporen enthalten bei weitaus der Mehrzahl der Gattungen 8 Sporozoiten. Man kann den hierhergehörigen bei weitem größeren Teil der Gregarinen folgendermaßen einteilen:

1. Epimerit bleibend oder vorübergehend vorhanden:
   2. Legion: **Cephalina** (Polycystidea)
2. Epimerit in keinem Entwicklungsstadium vorhanden:
   1. Legion: **Acephalina** (Monocystidea)

### 1. Legion.

### **Acephalina** Koelliker

(= Monocystidea Stein).

Die Acephalinen sind Gregarinen mit einem einfachen, nicht in Merite geteilten Körper, welche in keinem Stadium Epimerite ausbilden. Sie sind vielfach sehr metabol. Die Befruchtung ist isogam oder anisogam. Die meisten Arten sind Cölomparasiten. Sie leben frei in der Leibeshöhle, an den Segmentalorganen, an und in den Blutgefäßen, in den Samenblasen usw. Ihre Wirte sind hauptsächlich Würmer, ferner Ascidien, Seeigel, Holothurien usw.

### Gattung: **Monocystis** Stein 1848.

Die Gattung Monocystis ist durch sehr metabole Körperform und ausgesprochen spindelförmige Sporen mit polaren Verdickungen der Sporenhülle charakterisiert. Die einzelnen Arten, welche vor allem in den Samenblasen von oligochäten Würmern vorkommen, sind nicht sehr gut abgegrenzt. Es kommen in der Gattung Monocystis in ihrer heutigen Umgrenzung sowohl isogame als auch anisogame Arten vor. Allerdings haben sich immer mehr Formen als anisogam herausgestellt, und es kann bezweifelt werden, ob überhaupt isogame Formen vorkommen und ob nicht bei scheinbar isogamen Arten noch nicht beachtete feinste Unterschiede der Gameten vorliegen.

Da erfahrungsgemäß die Art der Entwicklung mancher Monocystideen des Regenwurmhodens dem Verständnis einige Schwierigkeiten bereitet, so habe ich hier zwei Abbildungen eingefügt, welche die eigenartigen Beziehungen der Gregarinen zu den Spermatozoen

erläutern sollen. Manche Monocystideen dringen in jungen Entwicklungsstadien in das Cytophor (resp. Blastophor, Fig. 1001 A), an welchem die sich entwickelnden Spermatocyten außen befestigt sind. Im Laufe der Entwicklung entsteht ein Bild, wie es sich auf Fig. 1001 B darstellt, eine Gewebsmasse, welche die schon ziemlich große Gregarine umschließt und an der äußerlich die Spermatocyten anhängen. Ist die Gregarine erwachsen, so sind auch die Spermatozoen ausgebildet, das Blastophor ist aber verbraucht, vielleicht ist von ihm noch eine ganz dünne Schicht übrig, und an dieser und damit an der ganzen Oberfläche der Gregarine hängen wie ein Wimpermantel die Regenwurmspermatozoen.

Zu Verwechslungen können diese Erscheinungen um so mehr Anlaß geben, als bei gewissen Monocystideen, so bei Rhynchocystis pilosa Cuénot, haarartige plasmatische Anhänge vorkommen, welche sehr dem Spermatozoenmantel der erwähnten Formen ähneln, aber dennoch integrierende Bestand-

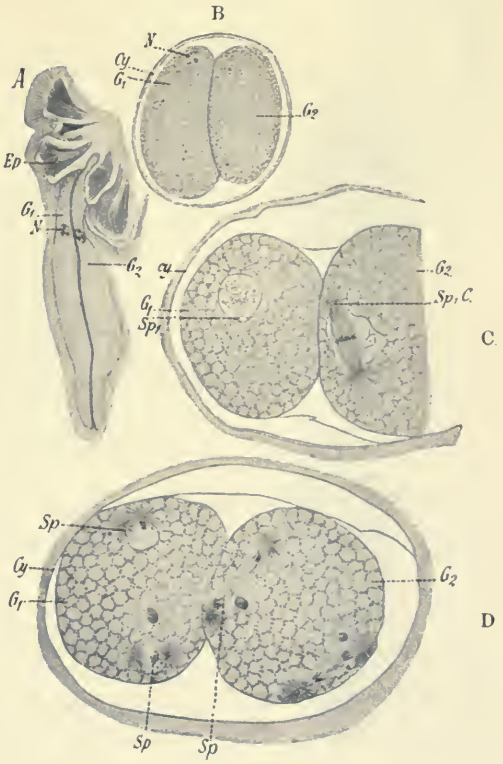



Fig. 1000 A—D. Monocystis magna. A Vereinigung von zwei Gregarinen, welche B sich mit einer gemeinsamen Cystenhülle umgeben. C u. D In beiden erfolgen Kernteilungen, deren Produkte schließlich die zahlreichen Gametenkerne sind. $G_1$, $G_2$ die beiden Gametenelterzellen (Syzygiten). *Ep* Epithel der Samenblase des Regenwurms, an welches die Gregarinen sich angeheftet haben. *N* Gregarinenkern. *Sp* deren Teilungsspindeln. *Cy* die Cystenhülle. (Nach Cuénot.)

teile des Gregarinenkörpers darstellen (Fig. 1002), die er allerdings im Alter einbüßen kann. Diese Ektoplasmaanhänge der Gregarine dienen wohl zur Vergrößerung der resorbierenden Körperoberfläche.

Die Sporen enthalten die üblichen 8 Sporozoiten (Fig. 1003 u. 1004); sie vollenden im Plasmarestkörper ihre Entwicklung und nehmen während der Reifung aus jenem Glykogen auf, das sich in Schollen in ihnen ablagert (bei Monocystis rostrata).

### Die Monocystisarten des Regenwurmhodens.

Die neueren Untersuchungen zeigen, daß die in den verschiedenen Arten der zentraleuropäischen Regenwürmer gefundenen Monocystisarten sich durch Eigenschaften unterscheiden können, auf welche früher nicht geachtet wurde. Daher kann man ohne eingehende Untersuchungen die früher beschriebenen Stadien nicht mit Sicherheit unter-

bringen. Neben einer Gruppe kleiner Formen, welche bis zu 400 μ Durchmesser erreichen, und als deren Vertreter Monocystis agilis zu bezeichnen ist, kommt eine Gruppe von größeren Formen vor, deren Durchmesser bis 5 mm betragen soll, die Gruppe der Monocystis magna. Gut unterscheidbar scheinen ferner M. porrecta A. Schmidt und die interessante M. rostrata Muls. zu sein. Vgl. außer den sogleich unter M. lumbrici zitierten Schriften von Cuénot, Prowazek, Hoffmann und Mulsow vor allem L. Brasil, Nouvelles recherches sur la réproduction des Grégarines monocystidées,

Fig. 1001.

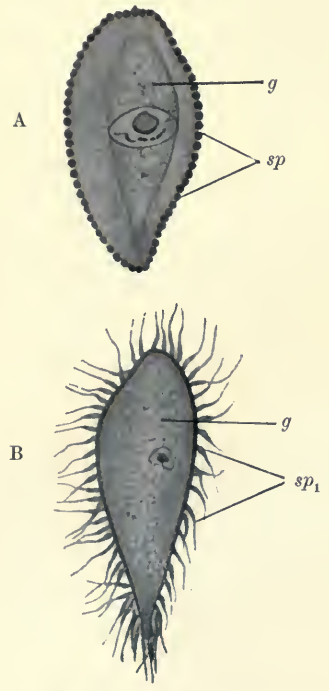



Fig. 1002.

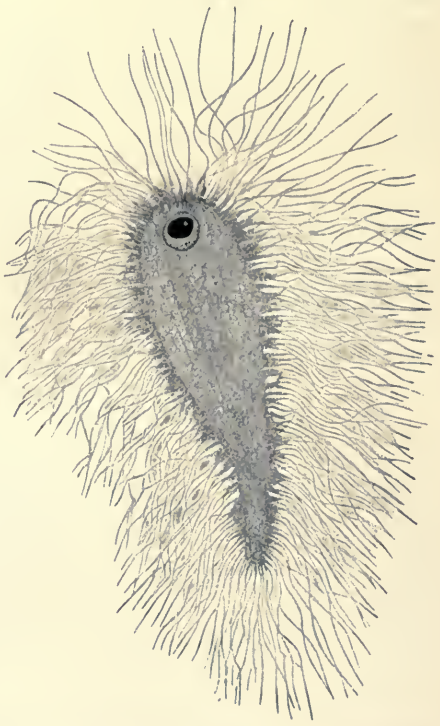


Fig. 1001. Monocystis sp. aus dem Hoden von Lumbricus terrestris. *g* die Gregarine im Blastophor. *sp* Spermatogonien. $sp_1$ fertige Spermatozoen. (Original.)

Fig. 1002. Rhynchocystis pilosa Cuénot. Eine „behaarte" Monocystidee. Vergr. 400. (Nach Hesse.)

in: Arch. Zool. exp. Sér. 4. Vol. 4. 1905. p. 69, und die wichtige Arbeit von Hesse, ibid. Sér. 5. Vol. 3. 1909. p. 27.

Die Infektionsweise der Monocystideen ist noch nicht klar erkannt. Immerhin ist es wahrscheinlich, daß die Sporen gefressen werden und die Sporozoiten im Darm des Wurms entlassen, von wo sie auf noch unbekannten Wegen in die Samenblasen usw. gelangen. Jedenfalls schlüpfen die Sporozoiten unter dem Einfluß des Darmsaftes der Würmer aus, nachdem kleine Pfropfen an den Enden der Sporen sich gelöst haben.

Fig. 1003.

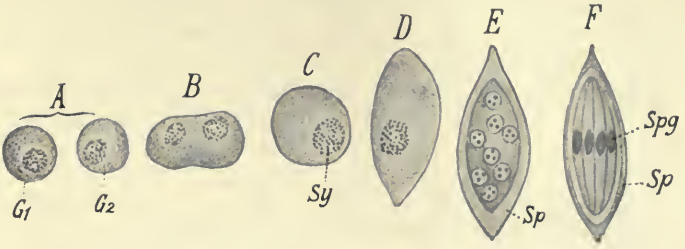



Fig. 1004.

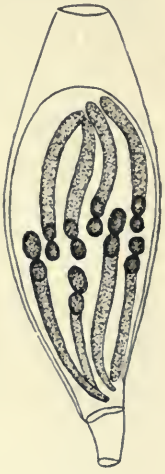


Fig. 1003 A—F. Isogamie bei der Gregarine Monocystis agilis. A Die sich nähernden Gameten $G_1$ und $G_2$. B u. C Deren Verschmelzung (*Sy* das Synkaryon). D—F Sporenbildung durch Streckung (D), Teilung des Kerns in 8 Tochterkerne (E) und Ausbildung einer Sporenhülle (*Sp*), Bildung von 8 sichelförmigen Keimen (*Spg*). (Kombiniert nach Cuénot und anderen.)

Fig. 1004. Reife Sporocyste von Monocystis clymenellae mit 8 Sporozoiten und doppelter Hülle (Epispor und Endospor). (Nach Porter aus Lühe.)

## **Monocystis lumbrici** (Henle).

1845 Gregarini lumbrici Henle, in: Arch. Anat. Physiol. Med. p. 371.
1848 Monocystis agilis F. Stein, in: Arch. Anat. Physiol. Med. p. 182.
1854 Monocystis cristata A. Schmidt, in Abh. Senckenberg. Ges. Vol. 1. p. 168.
1899 Labbé, in: Tierreich. 5. Lief. Sporozoa. (Daselbst Literatur.)
1901 Cuénot, Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. In: Arch. Biol. Vol. 17. p. 581.
1902 Prowazek, Zur Entwicklung der Gregarinen. In: Arch. Protistenk. Vol. 1. p. 297.
1908 Hoffmann, R., Ueber Fortpflanzungserscheinungen von Monocystideen des Lumbricus agricola. In: Arch. Protistenk. Vol. 13. p. 139.

(Die Benennung M. tenax [Duj.] nach dem Proteus tenax Dujardin 1835 ist nicht zulässig, da letztere Benennung durch die Verwechslung mit einem Flagellaten veranlaßt war.)

Die kleine Gregarine des Regenwurmhodens ist sehr lebhaft beweglich, der Körper sehr metabol. Das Vorderende des länglichen Körpers ist oft (nach Cuénot stets) durch einen Büschel haarähnlicher plasmatischer Fortsätze ausgezeichnet. Eine deutliche Längsstreifung ist auf der Cuticula sichtbar. Das Plasma ist stark granu-

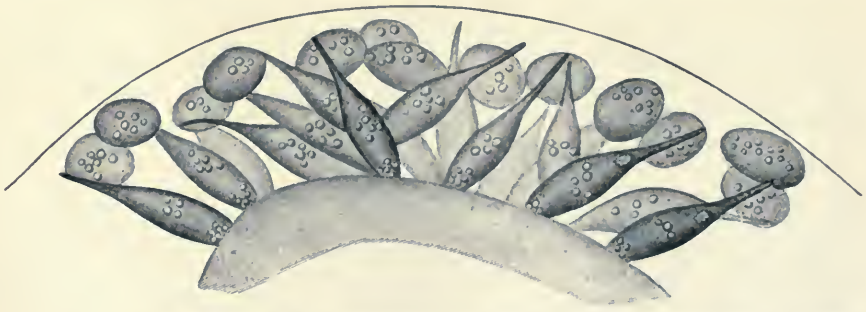


Fig. 1005. Monocystis sp. (lumbrici?). Teil einer Cyste mit den beiden Gametenformen an der Oberfläche des einen Syzygiten. (Nach R. Hoffmann.)

liert, grau. Das ausgewachsene Tier mißt meist ca. 200 μ. Die Befruchtung scheint anisogam mit geringer Differenz der Gameten zu sein.

Die Sporen sind spindelförmig, symmetrisch gebaut und an jedem Pol mit einer auffallenden knopfförmigen Verdickung versehen.

Monocystis lumbrici bewohnt die Samenblasen von Lumbricus terrestris L. Dort ist sie sehr häufig, ohne jedoch Schaden anzurichten.

**Monocystis magna** A. Schmidt.

1854 Schmidt, A., in: Abh. Senckenberg. Ges. Vol. 1. p. 168.

Diese Art, welche mit der vorigen vorkommt, unterscheidet sich hauptsächlich durch ihre viel bedeutendere Größe und geringere Beweglichkeit. Die Farbe ist glänzend weiß. Sie erreicht 5 mm Durchmesser. Die Tiere sind meist länglich, zylindrisch; das vordere verschmälerte Ende steckt oft wie ein Epimerit im Gewebe am Wimper-

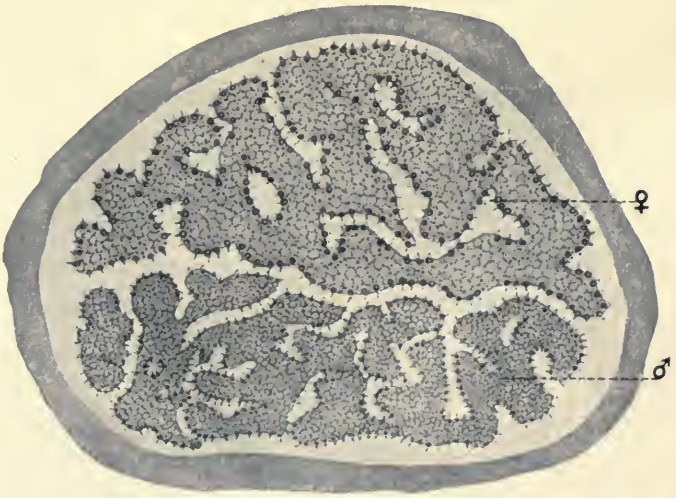



Fig. 1006. Urospora lagidis de St. Joseph. Zwei Syzygiten, vom Gewebe des Wirts umhüllt; die Cyste befindet sich auf dem Stadium unmittelbar vor der Loslösung der Gameten. ♀ ♂ weiblicher und männlicher Syzygit. Vergr. 270. (Nach Brasil.)

trichter der männlichen Segmente, dem ausschließlichen Sitz der Art im nicht encystierten Zustand (Fig. 1000). Wahrscheinlich erfolgt die Befruchtung durch Isogamie. Kommt bei Lumbricus terrestris L. und Allobophora terrestris Sav. vor.

Von den zahlreichen sonstigen Gattungen der Tribus seien folgende erwähnt:

Eirmocystis Léger, deren Individuen sich zu langen Ketten vereinigen (Fig. 980, S. 963). Lithocystis Giard, große ovale bis wurmförmige Gregarinen, deren Entoplasma mit Kristallen von oxalsaurem Kalk angefüllt ist. Die Sporen besitzen an dem einen Pol lange, schwanzartige Fortsätze. Die einzige Art L. Schneideri Giard lebt in der Leibeshöhle verschiedener Seeigel (Fig. 999).

Die Gattungen Urospora Ai. Schneider und Gonospora Ai. Schneider sind besonders bekannt geworden durch die Untersuchungen

Brasils über den Gametendimorphismus. Dieser Autor stellte fest, daß in den beiden Syzygiten, welche bei der Gametenbildung lappenförmig zerfallen, die Kerne verschieden groß und verschieden dicht gebaut sind, so daß man den einen Syzygiten als männlich und den anderen als weiblich bezeichnen kann (Fig. 1006 u. 1007 A). Auch in den Zygoten erkennt man kurz nach der Kopulation eine verschiedene Größe der beiden noch nicht verschmolzenen Gametenkerne. Beide Gattungen haben auch sehr charakteristische Sporen (Fig. 992 G und I).

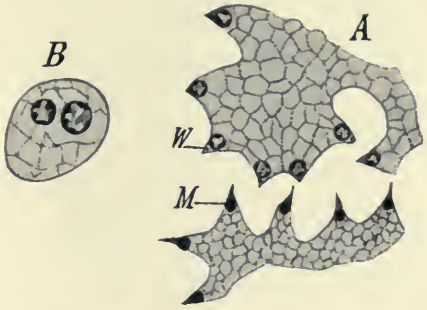



Fig. 1007 A u. B.

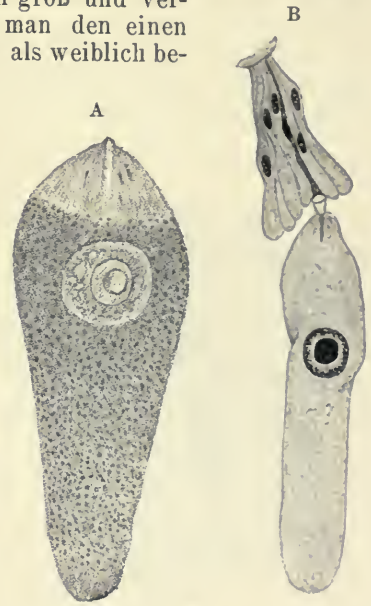



Fig. 1008 A u. B.

Fig. 1007 A u. B. Urospora lagidis de St. Joseph. A Stärker vergrößerter Teil aus der Cyste in Fig. 1006, um die Verschiedenheit der zwei Sorten von Gametenanlagen in je ihrem Syzygiten zu zeigen. *W* Makro-, *M* Mikrogametenkerne. Vergr. 1000. B Zygote mit den ungleich großen Kernen. Vergr. 1200. (Nach Brasil.)

Fig. 1008 A u. B. Lankesteria ascidiae. A Erwachsenes, bewegliches Tier mit großem Kern und Nucleolus. B Freie Darmgregarine derselben Art, oberflächlich am Darmepithel fixiert. (Nach Siedlecki.)

## Gattung: **Lankesteria** Ming.

### **Lankesteria ascidiae** Lank.

1872 Monocystis ascidiae Lankester, in: Quart. Journ. micr. Sci. N. Ser. Vol. 12. p. 342.
1899 Lankesteria ascidiae Mingazzinis. Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 46.
1899 Monocystis ascidiae Siedlecki, in: Bulletin Acad. Sci. Cracovie. p. 515.

Diese Art ist deswegen bemerkenswert, weil sie die erste war, bei der wir Genaueres über die geschlechtlichen Vorgänge erfahren haben, und zwar geschah dies durch die Untersuchungen Siedleckis (vgl. Fig. 978, S. 962).

Die Art ist ungefähr blattförmig, ohne echten Epimerit, der Körper ungeteilt. Der Kern ist sehr groß mit großem Binnenkörper. Die Exemplare messen 40—125 μ (Fig. 1008). Am Vorderende befindet sich eine Oeffnung der Cuticula, durch welche eine Art von Tastpseudopod hervorragt.

Zwei Individuen pflegen sich gemeinsam zu encystieren: dabei findet eine intensive Rotation statt, während welcher eine große Menge von Gallerte als Hülle ausgeschieden wird. Nach dem Auf-

hören der Rotation wird die eigentliche Cystenhülle ausgeschieden. An den Stellen, wo die beiderseitigen Pseudopodienöffnungen sich berühren, tritt in dem Plasma eine intensive Strahlung auf (Fig. 1009 A).

Dann geht in jedem der beiden Individuen ein Kernumbildungsvorgang vor sich, indem die Hauptmasse des Kerns mit dem Karyosom zugrunde geht; aus geringen Teilen des alten Kerns bildet sich ein winziger neuer Kern, welcher sofort zur Teilung schreitet (Fig. 1009 B).

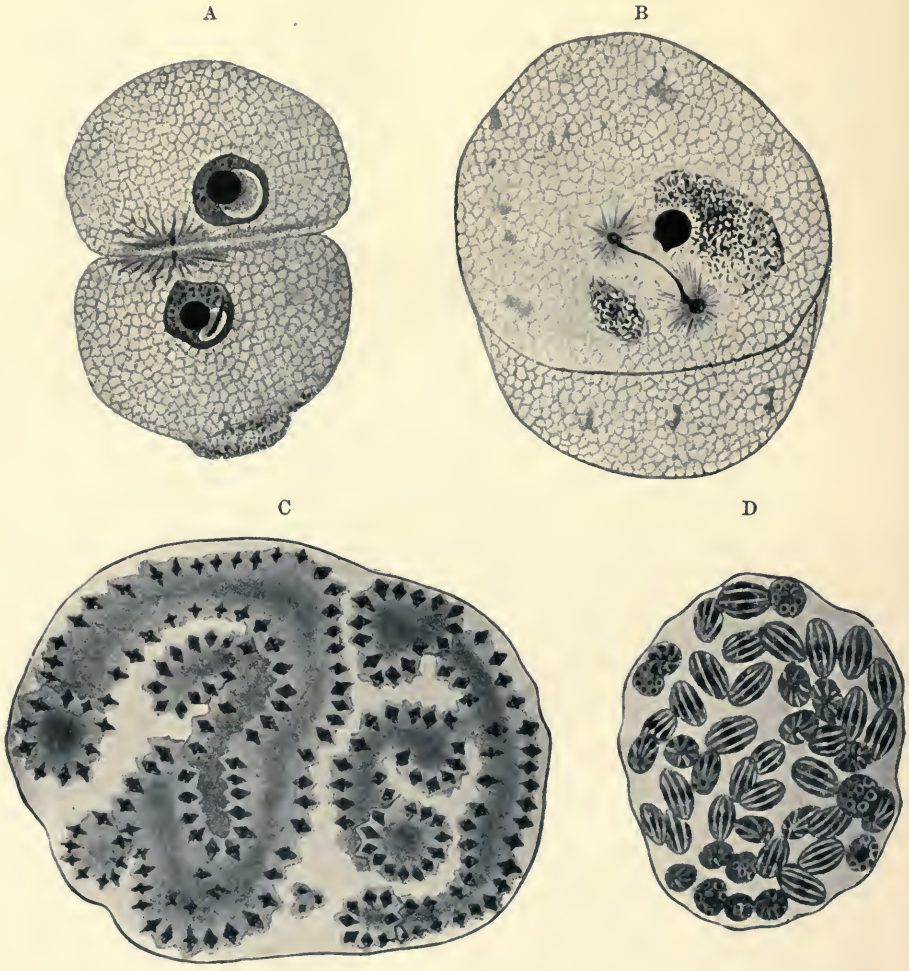



Fig. 1009 A—D. Lankesteria ascidiae. A Zwei sich vereinigende Syzygiten. Die Strahlung bezeichnet die Stelle, wo sich die Oeffnungen am Vorderende berühren. B Kernauflösung und Spindel des neugebildeten kleinen Kerns. C Bildung der Gameten um die unregelmäßigen wurstförmigen Restkörper. Kerne noch in Spindelbildung. D Cyste mit zahlreichen Sporen, welche je 8 Sporozoiten enthalten. (Nach Siedlecki.)

Nach zahlreichen Teilungen sind alle Kerne an der Oberfläche unregelmäßiger Restkörper angeordnet (Fig. 1009 C). In jedem der beiden Syzygiten entstehen dann durch Abschnürung kleiner Plasmaportionen um jeden Kern gleichartige kugelige Gameten. Je ein solcher

Isogamet aus dem einen Syzygiten verschmilzt mit einem aus dem anderen. Die so gebildete Zygote wird länglich, es erfolgen Teilungen des Synkaryons, so daß sich in der dann ausgeschiedenen Sporenhülle 8 Sporozoiten (Fig. 1009 D) bilden.

Die Cysten öffnen sich einfach durch Einreißen der Wand.

Die Art schmarotzt im Darmtraktus von Ciona intestinalis (L.), und zwar wachsen die Einzelindividuen im Epithel heran. Die erwachsenen Tiere bewegen sich lebhaft im Darm und kopulieren auch daselbst. Die späteren Entwicklungsvorgänge erfolgen nach der Entleerung der Cysten mit dem Kot im Meerwasser.

---

Erwähnenswert ist schließlich an dieser Stelle die Tatsache, daß bei Anopheles maculipennis am Darm, besonders am Magen, der Imagines von Johnson in Nordamerika (Boston) Cysten einer Gregarine gefunden wurden, welche zu Verwechslungen mit Entwicklungsstadien der Malariaparasiten Anlaß geben könnte. Der Entdecker hält dieselbe für eine Monocystidee.

Auch R. Ross hatte in Indien ähnliche Cysten und alle möglichen Stadien von Gregarinen in den Larven von Stechmücken gefunden.

## 2. Legion.

## **Cephalina** Delage.

(= Polycystidea + Doliocystidae).

Die Gregarinen dieser Gruppe besitzen sämtlich einen Epimeriten, welcher in manchen Fällen allerdings früh verloren geht. Von der Mannigfaltigkeit der Epimeritformen gibt Fig. 1010 eine Anschauung. Vielfach ist der Körper durch ein Septum in Proto- und Deutomerit geteilt.

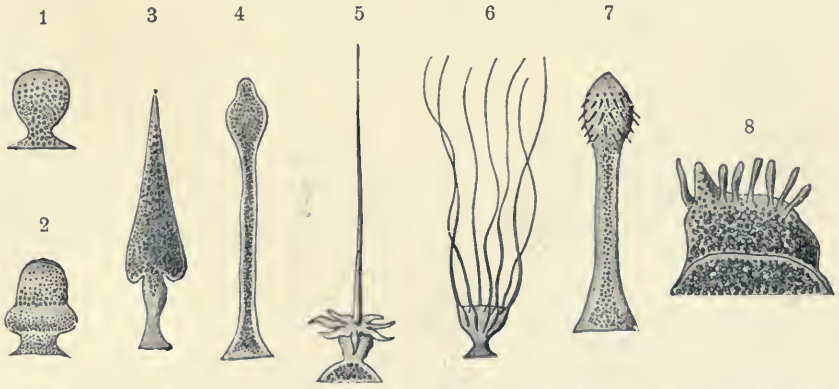



Fig. 1010. Epimeritformen. 1 Gregarina longa. 2 Sycia inopinata. 3 Pileocephalus Heeri. 4 Stylorhynchus longicollis. 5 Beloides firmus. 6 Cometoides crinitus. 7 Geniorrhynchus Monnieri. 8 Echinomera hispida. (Aus Wasielewski nach Léger.)

Wir erwähnen und behandeln nur einige wenige Formen aus der sehr großen Anzahl der bis jetzt bekannten Arten, welche meist Darmparasiten von Arthropoden sind.

Die Cephalina werden in folgende 9 Familien eingeteilt:

1) Gregarinidae Labbé
2) Stenophoridae Léger u. Duboscq
3) Didymophyidae Léger
4) Dactylophoridae Léger
5) Actinocephalidae Léger
6) Acanthosporidae Léger
7) Menosporidae Léger

} = Actinocephalidae s. l. em. Léger u. Duboscq

8) Stylorhynchidae Ai. Schneider
9) Doliocystidae Léger.

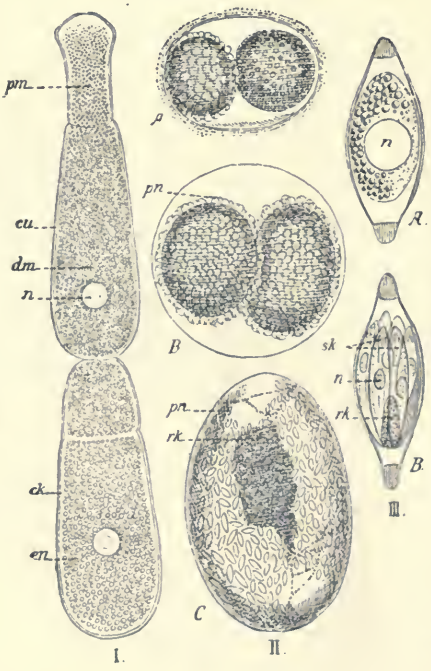
## 1. Familie: **Gregarinidae** Labbé.

Gregarinen mit einfachem Epimeriten, Cysten mit oder ohne Sporodukte. Bei Arten mit Sporodukten sind die Sporen tonnenförmig und mit den abgeflachten Enden zu Ketten vereinigt, bei solchen ohne Sporodukte sind sie oval oder spindelförmig.

### Gattung: **Gregarina** Dufour 1828.
(Clepsidrina Hammerschmidt 1888.)

#### **Gregarina blattarum** (Siebold).

1839 Siebold, in: N. Schr. Ges. Danzig. Vol. 3. p. 57.
1875 Clepsidrina blattarum Schneider, in: Arch. Zool. expér. Vol. 4. p. 580.
1881 Bütschli, in: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 35. p. 384.
1891 Wolters, in: Arch. mikr. Anat. Vol. 37. p. 115.
1899 Gregarina blattarum Sieb. Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 10.




Diese oft untersuchte und leicht zu beschaffende Art findet man gewöhnlich zu mehreren verklebt. Die Form ist eine längliche, der Epimerit geht leicht verloren, Proto- und Deutomerit sind sehr deutlich geschieden (Fig. 1011).

Die Gregarina blattarum bildet eine kugelige Syzygiencyste zur Kopulation; die feineren Verhältnisse sind noch ungenügend erforscht.

Fig. 1011 I—III. Gregarina blattarum. I Zwei verklebte Individuen. II A, B u. C Cysten mit konjugierten Individuen in der Umwandlung der Sporen. III Spore, A unreif mit ungeteiltem Inhalt, B reif, mit 8 Sporozoiten. *ek* Ektoplasma, *en* Entoplasma, *cu* Cuticula, *pm* Protomerit, *dm* Deutomerit, *n* Kern, *pn* Sporen, *rk* Restkörper, *sk* Sporozoiten. (Aus R. Hertwig.)

Jedenfalls entstehen in den Cysten massenhaft Sporoblasten, um große Restkörper angeordnet; aus den Sporoblasten bilden sich spindelförmige Sporen, welche je 8 Sporozoiten enthalten (Fig. 1011 III B).

Die Entleerung der Sporen aus der Cyste wird durch lange Sporodukte vermittelt, welche ausgestoßen werden, wenn die reife Cyste in eine feuchte Umgebung gerät (Fig. 1012).

Die Art kommt sehr häufig im Darm der Küchenschabe Periplaneta (Blatta) orientalis (L.) vor.

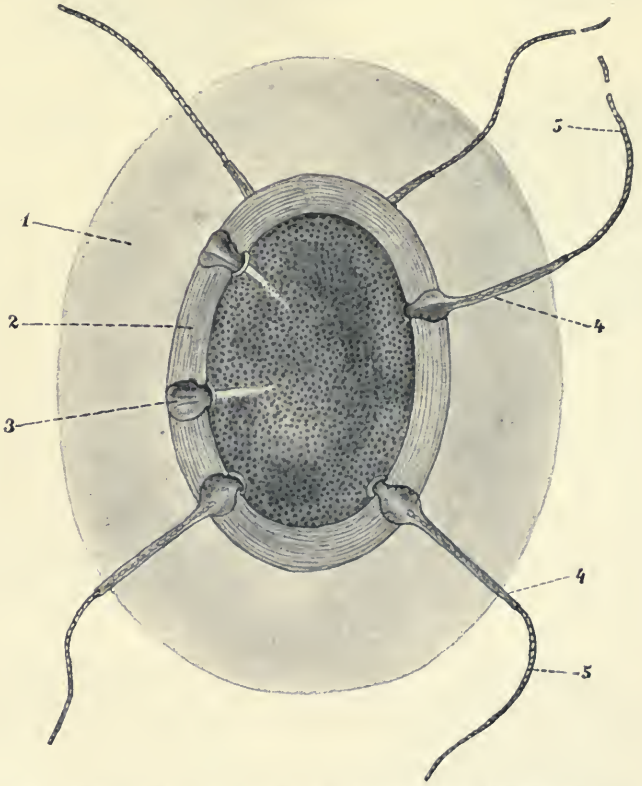



Fig. 1012. Reife Cyste von Gregarina blattarum mit ausgestoßenen Sporodukten. *1* Gallerthülle. *2* Cystenwand. *3* noch eingestülpte, *4* unausgekrempelte Sporodukte, aus denen die perlschnurartig aneinander gereihten Sporocysten austreten. *5* Sporocystenreihe. (Aus Lang nach Schneider.)

Zu dieser Gattung gehören von bekannteren Arten ferner noch Gregarina Munieri (Ai. Schn.), eine Form mit ovaler Cyste (Fig. 998), G. ovata Duf., eine Form aus dem Ohrwurm Forficula auricularia L., mit dicker Cystenhülle und so kurzen Sporodukten, daß die zylindrischen Sporen dicht außerhalb der Cystenhülle entleert werden (Fig. 993 u. 994, S. 970 u. 971). Ferner ist hier anzuführen G. polymorpha (Hamm.) aus den Larven des Mehlkäfers (Tenebrio molitor L.), G. cuneata F. St. aus demselben Wirt (Fig. 1013).

Hierher gehört auch die Gattung Frenzelina (Lég. u. Dub.), welche man früher für die agamen Stadien der Aggregataria hielt (s. u. S. 994).

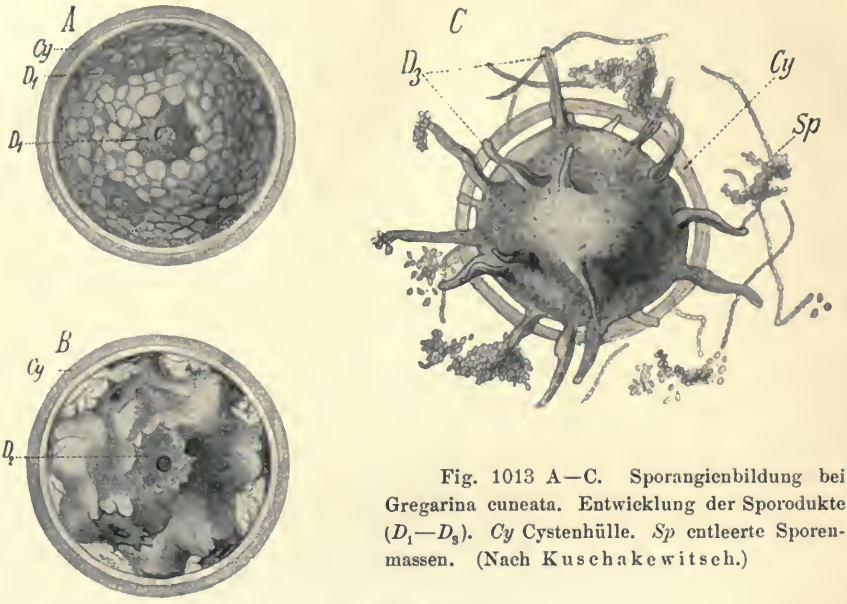



Fig. 1013 A—C. Sporangienbildung bei Gregarina cuneata. Entwicklung der Sporodukte ($D_1$—$D_3$). *Cy* Cystenhülle. *Sp* entleerte Sporenmassen. (Nach Kuschakewitsch.)

2. Familie: **Stenophoridae** Léger u. Duboscq.

Formen mit intracellulärer Entwicklung, ohne oder mit rudimentären Epimeriten. Sporen oval mit sehr weitem, abstehendem Epispor. Parasiten von Diplopoden. (Stenophora; St. iuli [Frantzius].)

3. Familie: **Didymophyidae** Léger.

Formen mit ovalen Sporen, Cysten ohne Sporodukte. Syzygiten stets paarweise vereinigt, wobei der zweite Syzygit seinen Protomerit verliert, so daß die Syzygie wie ein dreiteiliges, zweikerniges Individuum aussieht. (Didymophyes Stein.)

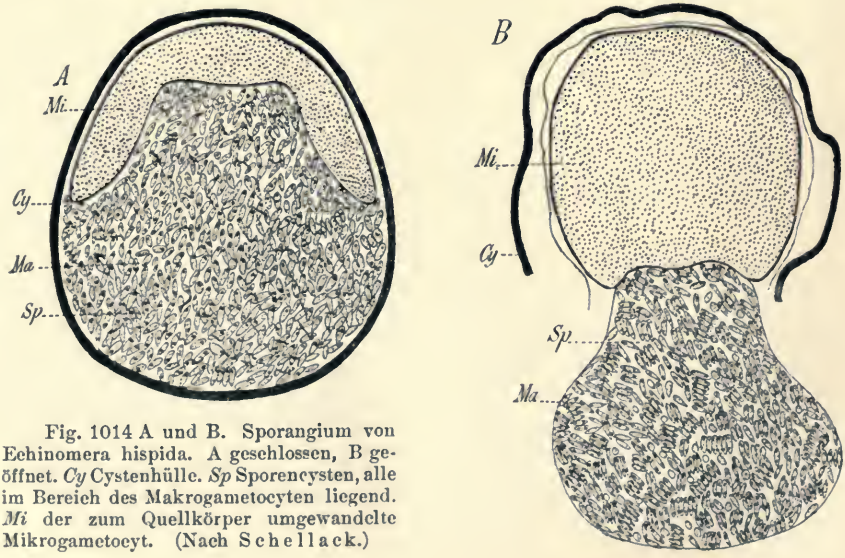



Fig. 1014 A und B. Sporangium von Echinomera hispida. A geschlossen, B geöffnet. *Cy* Cystenhülle. *Sp* Sporencysten, alle im Bereich des Makrogametocyten liegend. *Mi* der zum Quellkörper umgewandelte Mikrogametocyt. (Nach Schellack.)

### 4. Familie: **Dactylophoridae** Léger.

Formen mit asymmetrischem, unregelmäßig gebautem Epimeriten resp. Protomeriten, welcher finger- oder wurzelförmige Fortsätze trägt und dadurch einen komplizierten Haftapparat bildet. Anisogamie mit großer Verschiedenheit der Gameten. Cysten ohne Sporodukte; Entleerung durch einen Quellkörper (Pseudocyste, Fig. 1014) bedingt. Sporen zylindrisch, langgestreckt.

Aus dieser Familie, welche reich an interessanten Gattungen ist, seien folgende Formen erwähnt:

#### Gattung: **Echinomera** Labbé.

(E. hispida [Ai. Schn.], Fig. 992 B, 997; E. horrida Léger, Fig. 1016 E.)

Der Sporozoit von Echinomera hispida wühlt sich mit seinem „Rostrum“ in den Stäbchensaum und inneren Teil des Plasmas einer Darmzelle des Tausendfüßlers, verkürzt und verdickt sich und plattet sich dann die Zelle entlang ab. Von der Berührungsfläche dringen fingerförmige Fortsätze in die Zelle. In der Cyste unterscheiden sich Männchen und Weibchen durch Einschlüsse und Färbbarkeit. Während die Mikrogameten am Rand ihres Restkörpers bleiben, dringen die Makrogameten ins Innere des ihrigen. Die Makrogameten sind zylinderförmig, die Mikrogameten flagellatenähnlich gebaut.

Die Cyste bildet sich zu einem Sporangium aus (Fig. 1014); in ihr bilden die Sporen auf der einen Seite ein Bündel, das von den Resten des weiblichen Restkörpers zusammengehalten wird. Der tief eingedellte männliche Restkörper bläht sich auf, bildet im Innern Gasblasen, und offenbar durch Quellung schleudert er das ganze Sporenpaket 10—15 cm weit, worauf dieses an irgendwelchen Gegenständen anklebt. Die klebrigen Sporen bleiben leicht am Körper des Lithobius hängen.

Die einzige Art ist Parasit im Darm des Tausendfußes Lithobius forficatus L.

#### Gattung: **Pterocephalus** Ai. Schneider = **Nina** Grebnicki [1]).

(P. nobilis Ai. Schn. = Nina gracilis Grebn., Fig. 1015; P. Giardi Léger, Fig. 1016 A; P. indicus Merton, Fig. 979, S. 963.)

Der Protomerit der erwachsenen Gregarinen dieser Gattung ist bilateral-symmetrisch und in zwei Lappen geteilt. Die Sporen sind oval, zu schiefen Bändern vereinigt. Bemerkenswert ist die Befestigung am Darmepithel des Wirts durch den komplizierten Apparat des Epimerits und die Entwicklungsgeschichte dieses Organellensystems (Fig. 1015).

### 5. Familie: **Actinocephalidae** Léger [2]).

Formen, welche stets einzellebend angetroffen werden (keine freien Syzygien bilden); der Epimerit ist symmetrisch, einfach oder mit An-

1) Um keine Verwirrung anzurichten, füge ich den von den Spezialforschern angenommenen, prioritätsberechtigten Namen Nina nur an zweiter Stelle an, da Pterocephalus sich schon eingebürgert hat.

2) Nach ihren neuesten Untersuchungen vereinigen Léger und Duboscq wohl mit Recht jetzt definitiv die drei folgenden Familien (Actinocephalidae, Acanthosporidae, Menosporidae) zu einer großen Familie Actinocephalidae s. l., welche

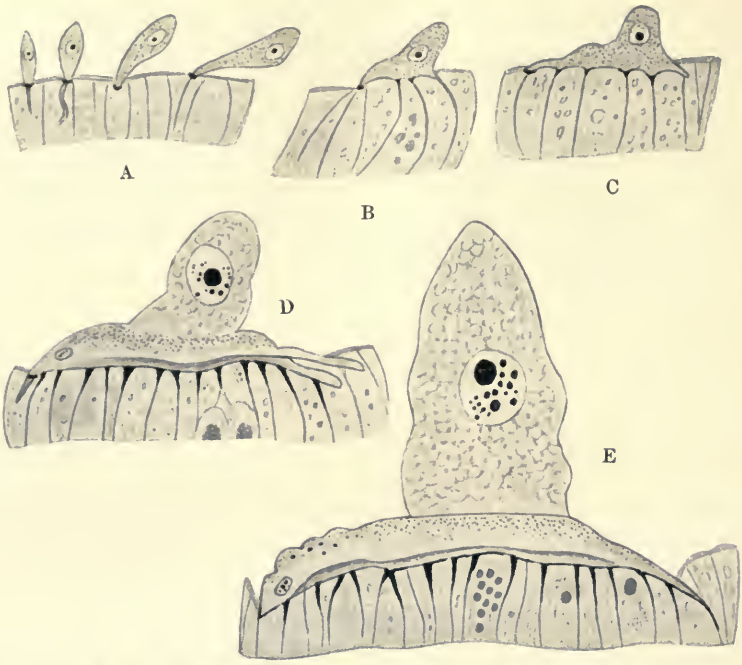



Fig. 1015 A—E. Wachstum und Entwicklung von Pterocephalus nobilis am Darmepithel von Scopolendra cingulata Newp. Vergr. 1400. (Nach Léger und Duboscq aus Lühe.)

hängen. Cysten ohne Sporodukte. Die Sporen haben die Form einer Spindel, eines Doppelkegels oder Zylinders mit kegelförmigen Enden.

Man unterscheidet eine Reihe (5) Unterfamilien, um die zahlreichen Gattungen dieser Familie unterzubringen, welche fast ausschließlich bei fleischfressenden (Raub-)Arthropoden schmarotzen.

Die Unterfamilien sind folgende:

1) Sciadophorinae Labbé,
2) Anthorhynchinae Labbé,
3) Pileocephalinae Labbé (Pileocephalus Ai. Schn., siehe Anm. 2, S. 985),
4) Stictosporinae Labbé,
5) Actinocephalinae Labbé (Actinocephalus Stein, Geneiorhynchus Ai. Schn., Phialoides Labbé, vgl. Anm. 2, S. 985).

Aus letzterer Unterfamilie erwähnen wir noch die

---

charakterisiert ist durch das Einzelvorkommen der heranwachsenden Stadien, durch den bewaffneten Epimeriten, die im Grundplan doppelkegelförmigen Sporen, die sexuelle Differenzierung der Syzygiten in der Cyste, Anisogamie mit zwei Sorten von geißeltragenden Mikrogameten, kugelige Makrogameten, kurze Dauer der beweglichen Phase der Mikrogameten, das alles und die Kopulationsvorgänge wie bei Stylorhynchus. Zygoten stets ein kugeliges Stadium durchmachend und nicht eher die Kerne vermehrend, bis die Spore in der definitiven Form erhärtet ist. Restkörper mit „somatischen" Kernen. Alle diese Tatsachen sind festgestellt für Hoplorhynchus, Pileocephalus, Actinocephalus, Phialoides, Geneiorhynchus und Ancyrophora.

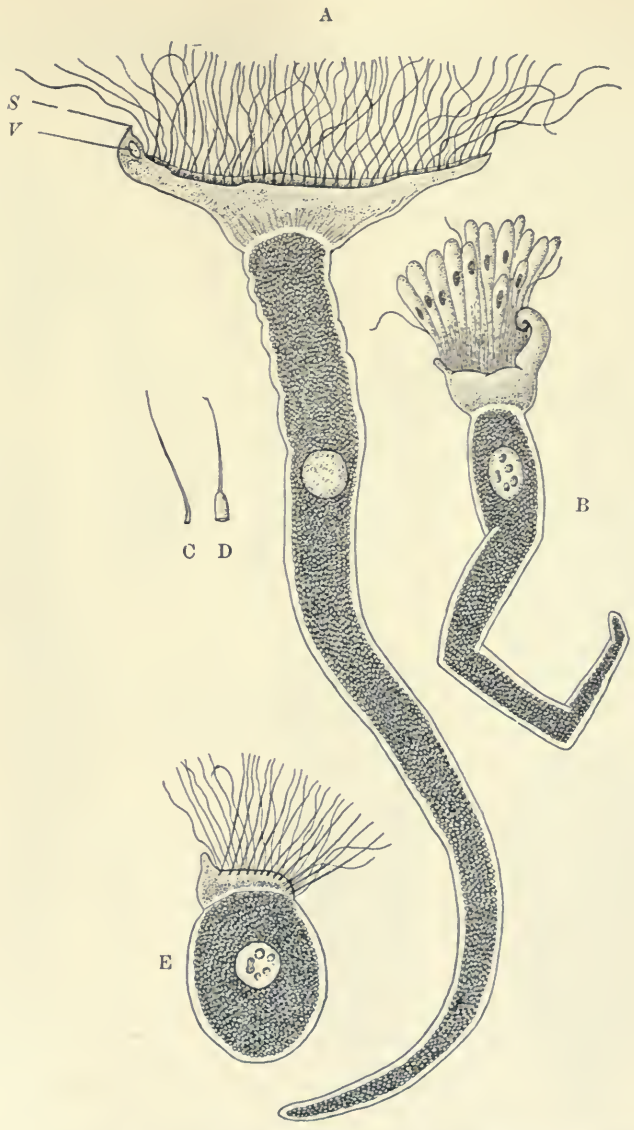



Fig. 1016 A—E. A Pterocephalus Giardi Lég. *S* dem Epimerit anderer Cephalina entspreehendes Rostrum. *V* Chromatinkörnchen enthaltende Vakuole. B Individuum von P. Giardi, zwischen dessen Filamenten noch die Epithelzellen des Scolopenderdarmes hängen. C Einzelnes Filament, D ein solches, dessen Basis unter dem Einfluß von physiologischer Kochsalzlösung gequollen ist. E Echinomera horrida Léger. (Nach Léger aus Lühe.)

## Gattung **Pyxinia** Hammerschmidt
## (P. Moebuszi Léger u. Duboscq, Fig. 1017).

Der Epimerit dieser Gattung, welcher sich als junger Sporozoit an das Darmepithel des Wirts äußerlich anheftet, wächst im Lauf der

Entwicklung zu einem mächtigen, tief in die Wirtszelle eindringenden Rüssel heran. Unterdessen nimmt der Körper stark an Volumen zu und teilt sich in Proto- und Deutomerit (Fig. 1017 A—F).

Hier wäre auch die Gattung Taeniocystis Léger anzugliedern, welche wir früher schon wegen der eigenartigen metameren Gliederung ihres Deutomeriten und des dadurch erzielten bandwurmähnlichen Habitus erwähnt haben (Fig. 1018 B).

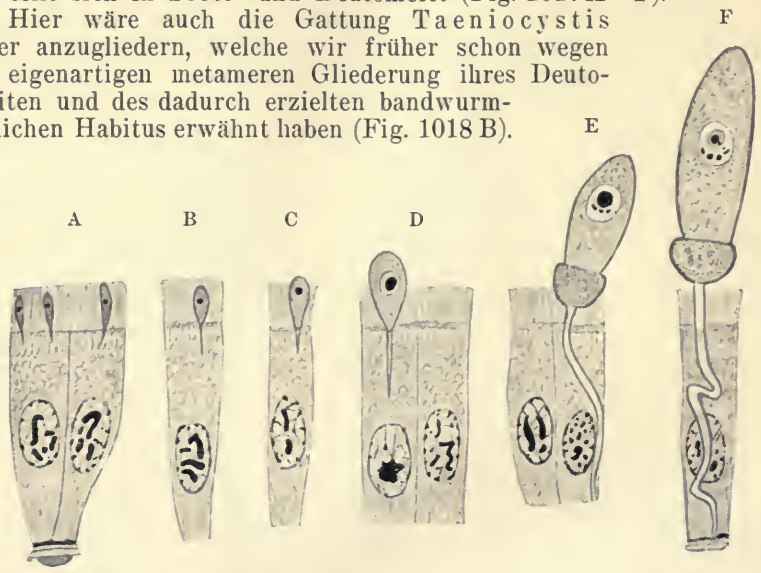



Fig. 1017 A—F. Pyxinia Moebuszi Lég. u. Dub. Wachstum und Entwicklung der Gregarine aus dem an die Wirtszelle angehefteten Sporozoiten. (Vergr. 1000.) A—D Bildung des in die Zellen eindringenden Fortsatzes des Epimeriten. E, F Weitere Ausbildung desselben; Differenzierung des Gregarinenkörpers in Proto- und Deutomerit. (Nach Léger und Duboscq aus Lühe.)

## 6. Familie: **Acanthosporidae** Léger.

Ebenfalls ohne freie Syzygien, Epimerite symmetrisch, einfach, ohne oder mit Fortsätzen. Cysten ohne Sporodukte. Sporen mit Stacheln an den Polen oder am Aequator.

### Gattung: **Corycella** Léger (C. armata Lég., Fig. 1019).

1892 Léger, in: Tablettes zoologiques. Vol. 3. p. 144.

Als Beispiel einer Gregarine mit schön ausgebildetem Epimerit erwähnen wir diese ansehnliche Form.

Protomerit und Deutomerit sind angeschwollen und durch eine ziemlich tiefe Kerbe getrennt (Fig. 1019 a). Der Epimerit ist knopfförmig und mit einer Krone von 8 dicken, spitzen, nach rückwärts eingebogenen Haken versehen (Fig. 1019 b).

Das Entoplasma des Tieres ist durch eine graubraune Färbung ausgezeichnet.

Das erwachsene Tier mißt 280—300 μ, die Cysten 250 μ; die letzteren platzen einfach durch Einreißen der Wand. Die Sporen sind durch feine, fadenartige Verlängerungen an den Polen ausgezeichnet. Sie haben eine Länge von 13—14 und eine Breite von 6,5 μ.

Die Art lebt im Darm von Gyrinus natator (L.), dem gewöhnlichen Wassertaumelkäfer.

Ferner gehört hierher:

Ancyrophora Léger (A. gracilis Léger) aus Carabidenlarven (C. auratus, violaceus etc.), s. Anm. S. 986—87.

Fig. 1018 A u. B.

7. Familie: **Menosporidae** Léger.

Ebenfalls ohne freie Syzygien. Epimerite symmetrisch mit Anhängen und mit dem Protomeriten durch einen langen Hals verbunden. Cysten kugelig ohne Sporodukte. Sporen halbmondförmig mit spiraler Drehung. (Menospora Léger, Hoplorhynchus Carus, siehe Anm. S. 986—87.)

8. Familie: **Stylorhynchidae** Ai. Schneider.

Langgestreckte Gregarinen mit symmetrischen Epimeriten; Fortsätze an denselben

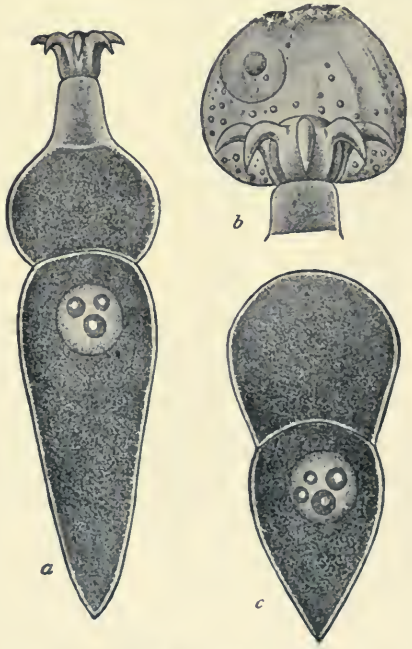



Fig. 1019 a—c.

Fig. 1018 A u. B. Taeniocystis mira Léger, eine langgestreckte, metamer gegliederte Gregarine. A Junges Stadium. B Fast erwachsenes Stadium. *Ep* Epimerit. *Pm* Protomerit. *N* Kern. (Nach Léger.)

Fig. 1019 a—c. Corycella armata Léger. a Ganzes Tier. b Epimerit in der Wirtszelle haftend. c Exemplar mit abgeworfenem Epimerit. (Nach Léger aus Wasielewski.)

vorhanden oder fehlend. Cysten mit doppelter Hülle, Entleerung derselben mit Hilfe eines zentralen Quellkörpers erfolgend. Die Sporen sind geldbörsenförmig, mit brauner oder schwärzlicher Hülle, in Ketten vereinigt, und öffnen sich in einer Naht, welche an der meist konvexen Kante verläuft.

Zahlreiche Gattungen, von denen wir erwähnen:

Gattung: **Stylorhynchus** Stein (St. longicollis St., Fig. 1020).

Protomerit in einen langen, rüsselförmigen Fortsatz verlängert, welcher an seinem Ende einen kleinen knopfförmigen Epimeriten trägt. Die Anisogamie (vgl. S. 968), der Dimorphismus der Mikrogameten, die Bildung der geldbörsenförmigen Sporen ist oben beschrieben und abgebildet (Fig. 981, 982, 987, 992 F).

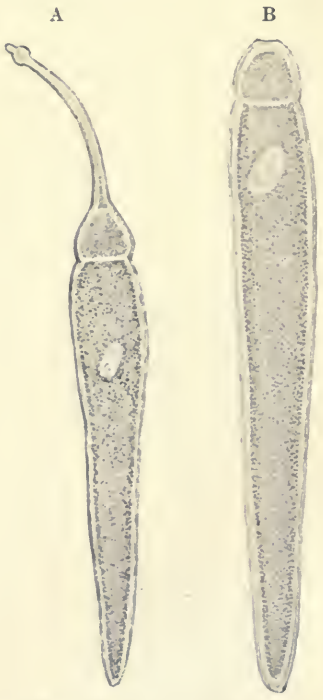



Fig. 1020 A u. B. Stylorhynchus longicollis F. St. A Individuum mit Rüsselfortsatz des Protomeriten und mit Epimerit (Cephalont). B Individuum vor der Encystierung, nach Verlust des Epimeriten und nach Einziehung des Protomeritenfortsatzes. (Nach Ai. Schneider aus Lühe.)

9. Familie: **Doliocystidae** Léger.

Epimerit einfach, symmetrisch. Körper nicht in Merite geteilt. Sporen oval. (Doliocystis Léger.)

2. Unterordnung.

**Schizogregarinaria** Léger

(= Amoebosporidia Ai. Schneider).

Die Schizogregarinen sind vor den Eugregarinarien durch das Vorkommen einer agamen (resp. progamen) Vermehrung ausgezeichnet (Schizogonie). Die metagame Vermehrung, d. h. die Sporozoitenbildung, und der Bau der Sporen zeigen keinen wesentlichen Unterschied gegenüber dem, was wir bei den Eugregarinarien kennen gelernt haben. Während die agamen Stadien bei einigen Gattungen intracellulär sind, ist bei den typischen Formen das ganze Leben extracellulär.

Die Lebensgeschichte, besonders Gametenbildung und Befruchtung, verläuft bei den einzelnen Formen sehr verschiedenartig und ist nur bei einigen genauer erforscht.

Die Schizogregarinen sind Parasiten des Darms und seiner Anhangsorgane bei Arthropoden, Anneliden und Tunicaten.

Die Schizogregarinen werden von Léger und Duboscq nach der Zahl der aus einer Syzygie hervorgehenden Sporen in Monospora und Polyspora, von Fantham nach dem extra- oder intracellulären Sitz der sich vermehrenden Agameten in Ectoschiza und Entoschiza eingeteilt. Es werden folgende Familien unterschieden:

1) Ophryocystidae Léger u. Duboscq,
2) Schizocystidae Léger u. Duboscq,
3) Seleniidae Brasil,
4) Merogregarinidae Porter,
5) Porosporidae Léger,
6) Spirocystidae Léger u. Duboscq.

## 1. Familie: **Ophryocystidae** Léger u. Duboscq.

Diese Familie enthält die bestbekannten Formen. Die agamen Stadien sind extracellulär, wachsen unter Kernvermehrung heran, teilen sich, zerfallen in Individuen, welche selbst wieder mehrkernig (bis 80 Kerne) sein können (Fig. 1021). Diese zerfallen in die Syzygiten,

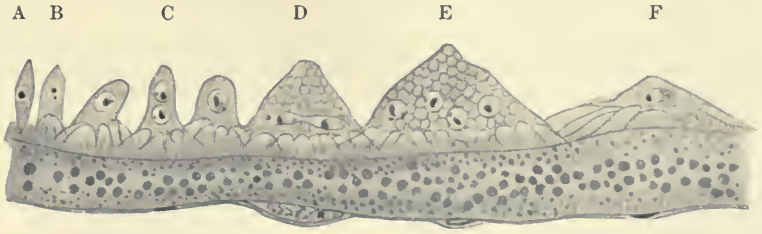



Fig. 1021 A—F. Ophryocystis Mesnili Léger. Schnitt durch die Wand eines Malpighischen Gefäßes von Tenebrio molitor mit (A—F) aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien des Parasiten. (Nach Léger.)

welche zu je zweien sich vereinigen und durch einen eigenartigen Prozeß im Innern je einen Gameten bilden, welcher von Restplasma umschlossen ist; letzteres enthält 2 als Reduktionskerne gedeutete Kerne (Fig. 1022).

Die Gameten verschmelzen zur Zygote, aus welcher, immer innerhalb der plasmatischen Hülle, eine Spore mit 8 Sporozoiten entsteht.

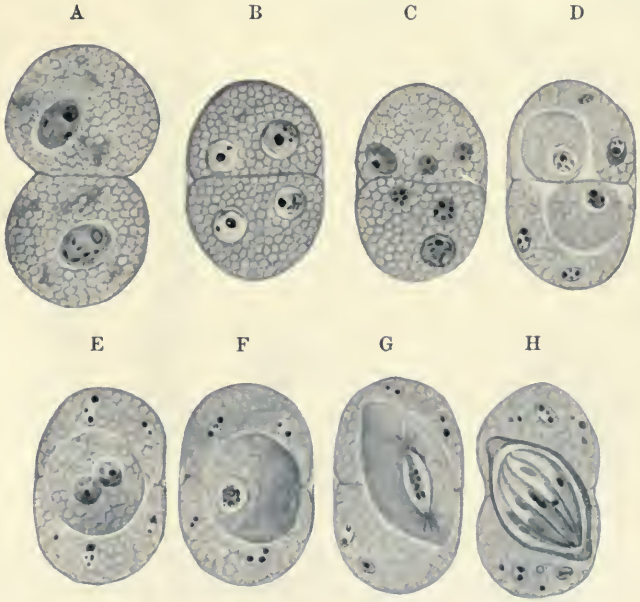



Fig. 1022 A—H. Ophryocystis Mesnili Léger. Kopulationserscheinungen. A Bildung der Syzygie. B Beide Syzygiten 2-kernig. C 3-kerniges Stadium (ein somatischer Kern, ein Gametenkern, ein Reduktionskern). D Gametenbildung. E Zygote mit noch getrennten Gametenkernen, F dieselbe mit Synkaryon. G Streckung der Zygote, erste metagame Kernteilung. H Reife Spore mit 8 Sporozoiten. (Nach Léger.)

## Gattung: **Ophryocystis** Ai. Schneider.

Von der Gattung Ophryocystis sind ca. 9 Arten (sämtlich aus Käfern) bekannt, welche kegelförmig gestaltet und mit wurzelförmigen plasmatischen Fortsätzen, die früher für Pseudopodien gehalten wurden, aber hart und wenig formveränderlich sind, am Epithel der Malpighischen Gefäße ihrer Wirte befestigt sind (Radicellen). Sie dringen in die Epithelzellen der Wirte verschieden tief ein. Wir erwähnen:

Ophryocystis Bütschlii Ai. Schneider aus Blaps sp. (Fig. 1023),
O. Schneideri Léger u. Hagenmüller aus Blaps magica,
O. Mesnili Léger (Fig. 1021 u. 1022) aus Tenebrio molitor,
O. Francisi Ai. Schn. aus Akis algeriana und acuminata (Fig. 1024).

Fig. 1023 A u. B. Ophryocystis Bütschlii Schn. A Habitusbild nach dem lebenden Objekt. B Einzige Spore in der von zahlreichen Hüllen umgebenen Syzygiencyste. (Nach Ai. Schneider.)

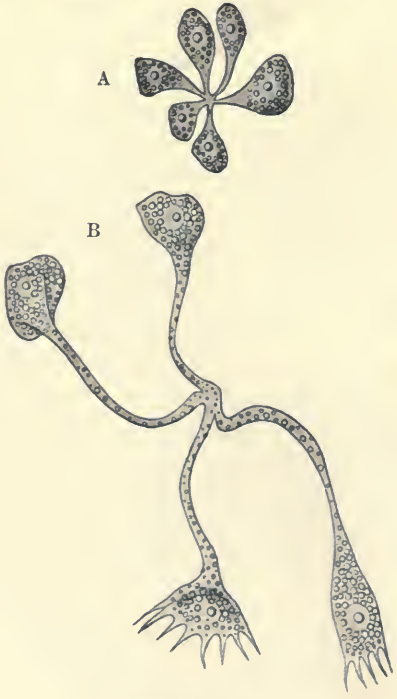



Fig. 1024 A u. B.

Fig. 1025 A—C.

Fig. 1024 A und B. Schizogonie bei Ophryocystis Francisi Schn. (Aus Wasielewski nach Ai. Schneider.)

Fig. 1025 A—C. Schizocystis gregarinoides Léger. 3 Stadien der Schizogonie. (Nach Léger.)

### 2. Familie **Schizocystidae** Léger u. Duboscq.

Formen von zylindrischer oder langgestreckter Gestalt mit differenziertem Vorderende, agame Stadien extracellulär. Syzygienbildung, Gametenentwicklung, Kopulation und Sporen mit 8 Sporozoiten nach dem Typus der Eugregarinaria. Gattung: Schizocystis Léger (Fig. 1025).

### 3. Familie: **Seleniidae** Brasil.

Formen von wurmartiger Gestalt, großer Beweglichkeit, mit einem Epimeriten und die ganze Länge des Tiers durchsetzenden Myonemen. Die jungen Agameten sind intracellulär, wachsen in einkernigem Zu-

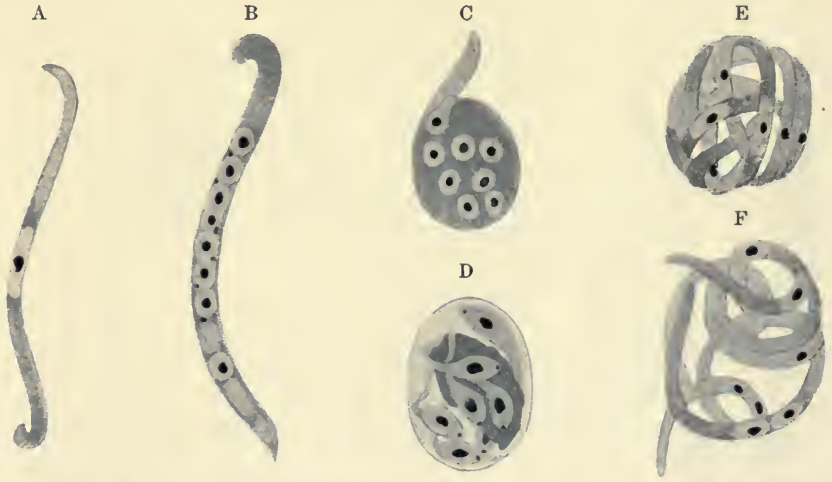



Fig. 1026 A—F. Selenococcidium intermedium (Lég. u. Dub.). A Einkerniges Stadium. B Vielkerniges Stadium. C—F Dessen Abkugelung und Uebergang zur agamen Vermehrung (Schizogonie). Vergr. 765. (Nach Léger u. Duboscq.)

stand heran, um dann zur agamen Vermehrung vielkernig zu werden. Die erwachsenen Sprößlinge dieser Vermehrung (deren Bau in dem ersten Satze dieser Diagnose beschrieben ist) vereinigen sich als Syzygiten zu je zweien in einer Cyste, in welcher die Isogameten

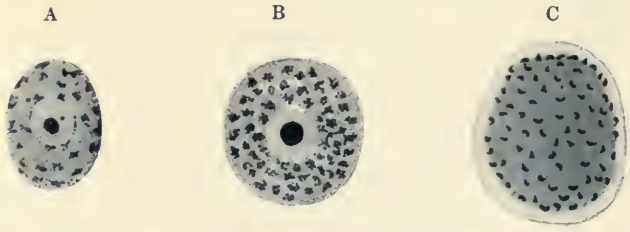


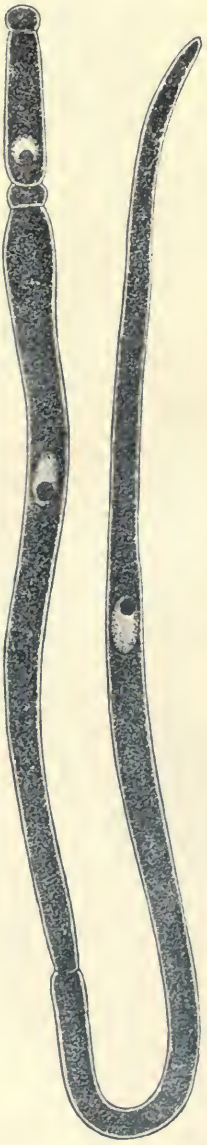

Fig. 1027 A—C. Gametenbildung bei Selenococcidium intermedium. A Unbefruchteter Makrogamet. B Befruchtete Oocyste. C Mikrogametocyt mit zahlreichen in der Bildung begriffenen Mikrogameten. Vergr. 765. (Nach Léger u. Duboscq.)

nach dem Typus der Eugregarinaria sich entwickeln und kopulieren. Die kugeligen und stachligen Sporen enthalten 4 Sporozoiten.

Gattung: Selenidium Giard, deren zahlreiche Arten bisher nur aus Anneliden und Gephyreen beschrieben wurden.

Hier ist auch des sehr interessanten Selenococcidium intermedium Léger u. Duboscq Erwähnung zu tun, welches im Hummer vorkommt. Die Art gleicht in ihrer nematodenähnlichen Gestalt und in der Art ihrer agamen Vermehrung den Seleniiden, die geschlechtliche Fortpflanzung scheint sich aber vollkommen an diejenige der Coccidien anzuschließen. Es bilden sich kleine, spermienähnliche Mikrogameten, und ein ganzes Individuum bildet sich zu einem Makrogameten um, ohne daß Aneinanderlagerung der Gameten stattgefunden hätte. Die eigentlichen Sporogoniestadien sind noch unbekannt.

Es handelt sich, wenn die Deutungen richtig sind, jedenfalls um eine Form, die den Uebergang von Gregarinen zu Coccidien oder wohl eher umgekehrt vermittelt.



### 4. Familie: **Merogregarinidae** Porter.

Gattung: **Merogregarina** Porter.

Merogregarina amaroucii Porter findet sich in der australischen Aszidie Amaroucium. Die Schizogonie ist intracellulär. Fortsätze, wie bei Schizocystis, sind nicht ausgebildet. Die Sporen enthalten 8 Sporozoiten.

### 5. Familie: **Porosporidae** Léger.

Die Porosporiden sind Gregarinen mit Wirtswechsel und mit Sporen, die nur einen Sporozoiten enthalten. In Krabben wachsen sie als Darmparasiten zu relativ großen Tieren heran, die sich allein oder zu zweien bis dreien encystieren und in der Cyste dünnwandige Sporen mit vielen Keimlingen bilden. Diese geraten in Muscheln und bilden sich da zu Gameten um, durch deren Kopulation jene „monozoischen" Sporen entstehen, welche früher zur Gattung Nematopsis gerechnet wurden.

Porospora portunidarum (Frenzel) hat Wirtswechsel zwischen Carcinus maenas und Portunusarten einerseits und Cardium edule andererseits.

**Porospora gigantea** (E. Bened.).

1869 Gregarina gigantea E. Van Beneden, in: Bull. Ac. Belg. Sér. 2. Vol. 28. p. 444.
1875 Porospora gigantea Aimé Schneider, in: Arch. Zool. expér. Vol. 4. p. 585.
1899 Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 7.

P. gigantea Van Ben. hat den agamen Teil seiner Entwicklung im Hummer und den geschlechtlichen Teil in Miesmuscheln (Mytilus edulis). Das agame Stadium im Hummer (Homarus vulgaris M. Edw.) hat eine sehr langgestreckte, wurmartige Gestalt (Fig. 1028). Der Epimerit ist knopfförmig und geht sehr leicht verloren. Proto- und Deutomerit sind deutlich geschieden.

Fig. 1028. Zwei miteinander verklebte Individuen von Porospora gigantea. (Aus Wasielewski nach Léger.)

Die Art ist durch ihre riesenhaften Verhältnisse ausgezeichnet: die frei beweglichen Individuen erreichen eine Länge von 1 cm und mehr.

Sie wachsen lange im Darm des Hummers heran, ehe sie sich abkugeln und eine Art von Cysten bilden.

Die Cysten haben einen Durchmesser von 3—4 mm. In ihnen, welche gewöhnlich aus einem einzigen Individuum entstehen, bilden sich mehrere Gametoblasten; diese teilen sich in nacktem Zustand

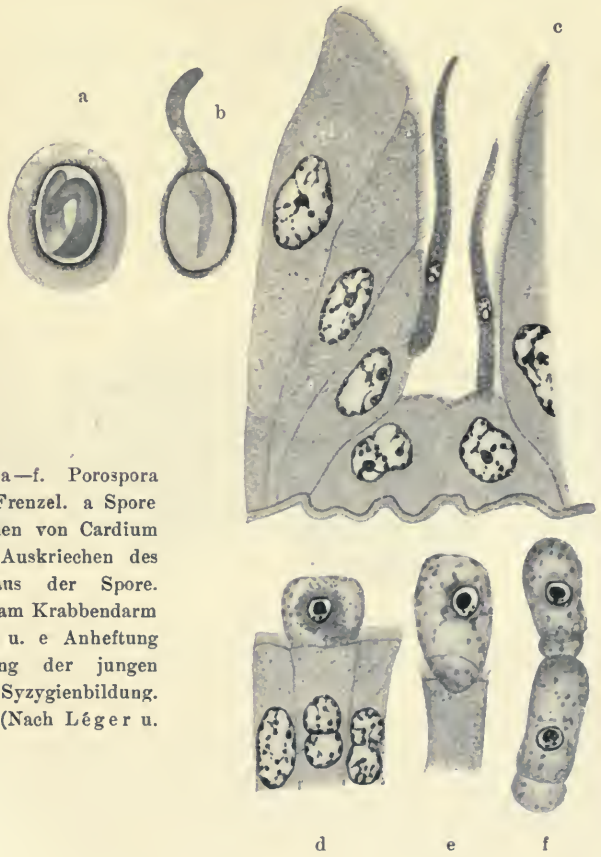



Fig. 1029 a—f. Porospora portunidarum Frenzel. a Spore von den Kiemen von Cardium edule L. b Auskriechen des Sporozoiten aus der Spore. c Sporozoiten, am Krabbendarm angeheftet. d u. e Anheftung und Gliederung der jungen Gregarine. f Syzygienbildung. Vergr. 1500. (Nach Léger u. Duboscq.)

in zahlreiche, sehr kleine Gametocyten, welche radiär um je einen Restkörper angeordnet sind, so daß sphärische bis ovoide Gruppen gebildet werden.

Die Cysten öffnen sich einfach durch Einreißen der Wand, um die Gametocyten zu entleeren.

Jeder Gametoblast hat einen Durchmesser von 5—8 μ; die Gametocyten sind 3 μ lang und 1 μ breit.

Durch Platzen der dünnen Hülle gelangen diese dünnwandigen, wie Sporen aussehenden Gametocyten in den Darminhalt des Hummers

und mit diesem im freien Wasser in die Muscheln, wo sie zu Gameten werden und nach Befruchtung die Sporen bilden, welche wieder die Hummer infizieren.

Die Porosporeen haben zu mancherlei Verwechslungen Anlaß gegeben, da man sie vielfach mit Formen vereinigte, die im gleichen Wirt vorkommen, aber nichts mit ihnen zu tun haben.

Es scheint zahlreiche Arten von Porosporiden zu geben, welche für Wirt und Zwischenwirt in hohem Grad spezifisch zu sein scheinen.

## 6. Familie **Spirocystidae** Léger u. Duboscq.

### **Spirocystis nidula** Léger u. Duboscq.

Diese Schizogregarine ist einsporig, ihre Spore monozoisch und sie bewohnt Darm, Darmepithel, Chloragogenzellen, Leibeshöhle, Muskeln, Nerven und sogar die Epidermis von Lumbriculus variegatus Müll. Schizogonie und Sporogonie finden sich im selben Wirt. Es wurden

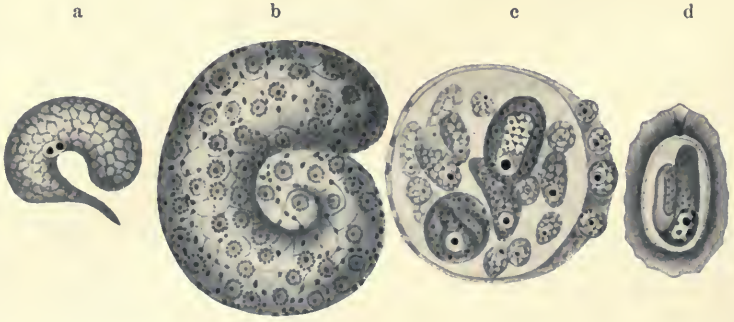



Fig. 1030 a—d. Spirocystis nidula Lég. u. Dub. a Einkerniger, wurmförmiger Schizont. b Ausgewachsener, wurmförmiger Schizont, vielkernig. c Gruppe von Gameten. a—c Vergr. 1000. d Spore. Vergr. 700. (Nach Léger u. Duboscq.)

schneckenförmige vielkernige Schizontenstadien nachgewiesen. Aus solchen bilden sich durch Teilung sichelförmige Mikrogameten. Aus der Zygote entstehen die Sporen, welche oval und dickwandig sind und wohl zur Infektion neuer Individuen dienen (Fig. 1030 d).

## 7. Familie **Caulleryellidae** Keilin.

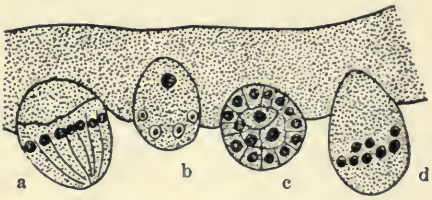
### **Caulleryella aphiochaetae** Keilin.

Diese in den Larven des Dipters Aphiochaeta rufipes gefundene Form macht ihre Schizogonie extracellulär, im Darmepithel des Insektes eingegraben, durch. Es entstehen 16 Merozoiten. Die Sporogonie erfolgt nach Syzygienbildung, wobei in einer Cyste 16 Gameten und somit 8 Sporoblasten gebildet werden. In jeder der länglich-ovalen Sporen werden 8 Sporozoiten entwickelt (Fig. 1031).

II. Unterklasse.

## **Neosporidia** Schaudinn.

Die Sporozoen dieser Unterklasse sind im erwachsenen Zustand vielkernig; sie sind dadurch ausgezeichnet, daß ihr Körper, je nach seiner Größe, eine verschieden große Anzahl von Sporen bilden kann, ohne daß dadurch in der Regel das Individuum zu entstehen aufhört. Bei den typischen Formen vermag es weiterzuwachsen und neue Sporen hervorzubringen. Man kann dann in einem Individuum nebeneinander alle Stadien der Sporenbildung finden. Doch verwischen sich diese Charaktere, je höhere Stufen des Parasitismus von den betreffenden Arten erreicht werden, und die am besten angepaßten Formen, Gewebeschmarotzer, zeigen nicht selten das Ende einer Entwicklungsperiode durch den vollständigen Zerfall in Sporen gekennzeichnet.



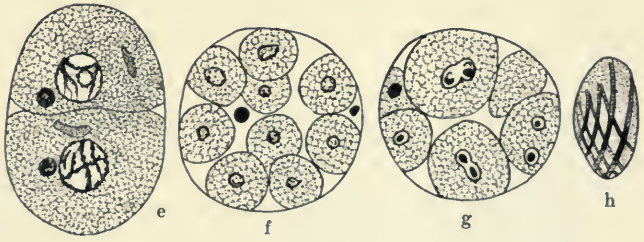




Fig. 1031 a—h. Stadien von Caullerya aphiochaetae Keilin. a—d Schizogoniestadien. e Junge Syzygie. f Cyste mit Gameten. g Kopulation der Gameten. h Spore mit Sporozoiten, entstanden aus einer Zygote. Vergr. a—g 1000, h 1500. (Nach Keilin.)

Die Sporenbildung der Neosporidien ist charakteristisch: sie erfolgt indirekt, indem der Körper zunächst eine Anzahl von Pansporoblasten bildet, welche ihrerseits erst wieder in Sporoblasten zerfallen; diese letzteren wandeln sich durch Ausscheidung einer Hülle und sonstige komplizierte Vorgänge in die Sporen um. Jede Spore enthält nur einen Keim.

Ich betrachte die Neosporidien als selbständig entstandene Gruppe, welche mit den Telosporidien nicht in engster Verwandtschaft steht. Daher ist es auch nicht zulässig, die nämlichen Ausdrücke für die einzelnen Stadien des Wachstums und der Sporenbildung der beiden Unterklassen anzuwenden; ganz abgesehen davon, daß der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse uns auch den Versuch einer Homologisierung verbietet.

Hartmann betrachtet die Neosporidia als selbständige Klasse der Protozoen und leitet sie von Rhizopoden ab. Letztere Annahme ist vorläufig nicht zu beweisen. Die Absonderung als besondere Klasse ist wissenschaftlich nicht genügend begründet und ohne praktischen Nutzen. Daher belasse ich vorläufig die Neosporidien bei den Sporozoen.

Die Neosporidien sind überhaupt immer noch weniger genau bekannt als die Telosporidien.

Die vegetativen Zustände der Neosporidien können je nach der Lebensweise ein sehr verschiedenartiges Bild darbieten; infolgedessen lassen sie sich nicht allgemein darstellen, es kann dies erst bei den einzelnen Ordnungen und Unterordnungen geschehen.

Wir teilen die Neosporidien in folgende Ordnungen ein:

1. Die Sporen entstehen in der Zahl von zwei bis vielen in einem Pansporoblasten und besitzen eine oder mehrere Polkapseln. I. Ordnung **Cnidosporidia.**
2. In einem Pansporoblasten entstehen zahlreiche Sporen, wahrscheinlich ohne Polkapseln. Parasiten von landbewohnenden Wirbeltieren. II. Ordnung: **Sarcosporidia.**

Zu ihnen gesellen sich noch eine Anzahl kleinerer Abteilungen, welche ebenfalls keine Polkapseln besitzen. Sie berühren sich zum Teil innig mit pflanzlichen Parasiten, und für manche derselben ist es vorläufig nicht zu entscheiden, ob wir sie für Tiere oder Pflanzen halten müssen.

Ich führe einige derselben, welche von mehreren Autoren den Neosporidien zugerechnet werden, anhangsweise an, da sie sich im Parasitismus den Neosporidien anschließen. Meist handelt es sich um seltene, vereinzelt gefundene Formen, welche bisher ungenügend beschrieben sind. Doch sind manche Gruppen, wie die Haplosporidien und Exosporidien, schon relativ gut untersucht.

## I. Ordnung.

## Cnidosporidia Doflein.

(Myxosporidia + Microsporidia aut. + Actinomyxidea.)

In dieser Ordnung sind alle jene Neosporidien vereinigt, deren mehrzellige Sporen von klappenförmigen Schalen umhüllt sind und im Innern, außer dem Keimling, eine oder mehrere Polkapseln beherbergen. Die Polkapseln erinnern in ihrem Bau sehr an die Nesselkapseln der Cölenteraten. Sie bestehen aus einem etwa birnförmigen Körperchen, welches am verschmälerten Ende in einen langen, hohlen Faden verlängert ist. Dieser Faden ist in das Innere der Kapseln handschuhfingerartig eingestülpt und an deren Wand in Spiralwindungen aufgewickelt (Fig. 1032, 1036 u. 1046). Bei der Einwirkung gewisser Reagentien, besonders im Darmsafte des infizierenden Wirts, werden die Fäden der Polkapseln ausgeschnellt, und auf diese Weise wird die Spore an der Darmwand des Wirts befestigt, wo dann der Keim auswandert, um wahrscheinlich das Darmepithel des Wirts zu durchdringen.

Die Sporen der Myxosporidien und Mikrosporidien enthalten nur einen einzigen Keim. Die Sporen werden bei Myxosporidien und Mikrosporidien von je zwei Schalenklappen eingeschlossen, welche aus einer festen, widerstandsfähigen Substanz bestehen; bei den Actinomyxideen sind es deren drei. Schalenklappen und Polkapseln werden durch besondere Zellen oder Sporoblasten aufgebaut. Somit ist jede Spore ein Produkt mehrerer Zellen.

Die Cnidosporidien können im erwachsenen Zustand ein sehr verschiedenartiges Aussehen darbieten, je nach den Organsystemen, welche sie in ihrem Wirt bewohnen. Wir können in dieser Be-

ziehung zwei große Kategorien unterscheiden, welche zwar durch Uebergänge verbunden sind, in der Regel sich aber scharf unterscheiden lassen.

Die eine von ihnen besteht aus denjenigen Formen, welche in Hohlräumen im Körper der Wirte, besonders in flüssigkeiterfüllten hohlen Organen, z. B. Gallen- und Harnblase, vorkommen. Diese Arten sind durch eine relativ hohe Organisation ausgezeichnet, sie bewegen sich mit Hilfe von Pseudopodien; dabei kann die Hauptmasse ihres Körpers eine konstante Form beibehalten, oder der ganze Körper bewegt sich amöboid. Bei ihnen sind alle Formen von Pseudopodien vertreten, fadenförmige, verästelte und lappenförmige.

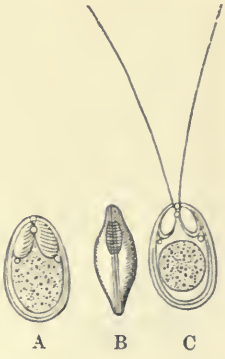



Fig. 1032 A—C. Schema einer Cnidosporidienspore mit zwei Polkapseln und einem Keimling. A Ansicht von vorn, die Polfäden sind in den Polkapseln aufgewickelt. B Von der Seite. Die Naht zwischen den Schalenklappen und eine Polkapsel sind sichtbar. C wie bei A, aber die Polfäden sind ausgestoßen, der Keim hat sich abgerundet. (Nach Balbiani aus Wasielewski.)

Die zweite Gruppe wird von den Arten gebildet, welche im Gewebe schmarotzen. In der Jugend sind natürlich auch alle diese Arten beweglich, aber mit zunehmendem Alter verlieren sie meist

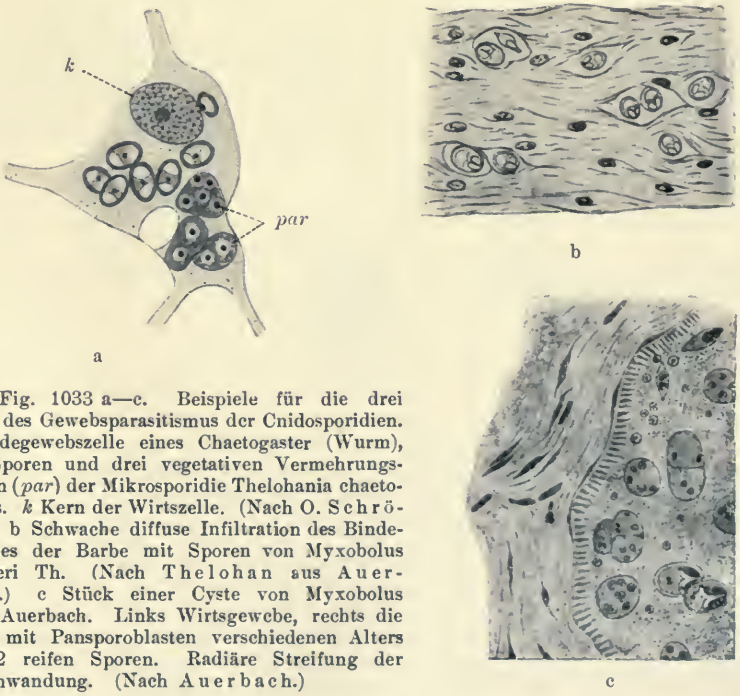



Fig. 1033 a—c. Beispiele für die drei Arten des Gewebsparasitismus der Cnidosporidien. a Bindegewebszelle eines Chaetogaster (Wurm), mit Sporen und drei vegetativen Vermehrungsformen (*par*) der Mikrosporidie Thelohania chaetogastris. *k* Kern der Wirtszelle. (Nach O. Schröder.) b Schwache diffuse Infiltration des Bindegewebes der Barbe mit Sporen von Myxobolus Pfeifferi Th. (Nach Thelohan aus Auerbach.) c Stück einer Cyste von Myxobolus gigas Auerbach. Links Wirtsgewebe, rechts die Cyste mit Pansporoblasten verschiedenen Alters und 2 reifen Sporen. Radiäre Streifung der Cystenwandung. (Nach Auerbach.)

die Beweglichkeit mehr oder weniger vollständig. Im Gewebe können sie in dreierlei Formen vorkommen:

1) in Cysten eingeschlossen,
2) im Zustand der sog. „diffusen Infiltration“,
3) als Zellparasiten.

Die Cysten bestehen meist zum größten Teil aus konzentrischen Schichten von Bindegewebe des Wirts; doch soll bisweilen die innerste Schicht eine Abscheidung des Parasiten sein.

Unter diffuser Infiltration versteht man einen intercellulären Parasitismus. Man findet bei diesem die Zellen des Wirtsgewebes auseinandergedrängt und die Lücken mit den Parasiten ausgefüllt, so daß auf Schnitten Zellen und Zellstränge des Wirts mit Einzelindividuen des Parasiten und Nestern von solchen bunt durcheinander gewürfelt sind. Dabei leidet in den Anfangsstadien das Gewebe scheinbar nicht erheblich. Ein Organ kann schon stark mit den Parasiten infiltriert sein, ohne daß entzündliche Prozesse oder Wucherungen eintreten, und vielfach funktioniert es auch weiter. Die Giftwirkung der Cnidosporidien auf ihre Wirte scheint nicht sehr erheblich zu sein. Denn oft sehen wir die von ihnen befallenen Tiere mit vollkommen durchseuchten Geweben oder mit relativ kolossalen Cysten weiterleben und die meisten Funktionen des Körpers ungestört ausüben, bis eine zu weitgehende Zerstörung Krankheit und Tod verursacht.

Die Zellinfektion, welche für die Jugendstadien sämtlicher Cnidosporidien wahrscheinlich ist, ist bei manchen Formen die dauernde Art des Parasitismus. Bei diesen verhält sich das Plasma des Parasiten zu dem des Wirts ähnlich, wie wir es bei Plasmodiophora brassicae S. 788 kennen lernten. Die betreffenden Arten sind allerdings meist so k ein, daß es sehr schwer fällt, Einzelheiten zu beobachten.

Wir betrachten als Beispiel für den Entwicklungskreis eines Cnidosporids den einer Myxobolusart, wobei wir jedoch die einzelnen Stadien verschiedener Arten kombinieren müssen, da keine Art so genau erforscht ist, daß wir alle Stadien kennen. Auch so bleibt noch manches hypothetisch.

Aus der Spore, welche sich unter dem Einfluß des Darmsaftes des spezifischen Wirts öffnet, kriecht ein amöboider Keim aus (Fig. 1034, *1*). Dieser dringt wahrscheinlich durch die Darmwand hindurch und gerät in den Kreislauf des Wirts; von dem Blut werden solche Keime nun zwar durch alle Organe getragen, lassen sich aber mit Vorliebe in gewissen Organen nieder: in Kiemen, Leber, Niere und Muskeln. Es ist bemerkenswert, daß dies gerade diejenigen Organsysteme sind, welche von besonders feinen Kapillarnetzen durchzogen werden.

In diesen Organen dringt der junge Keim nach Doflein in eine Zelle ein (Fig. 1034, *3*) wo er nach kurzem Wachstum sich durch multiple Teilung vermehrt (Fig. 1034, *5*). (Ob eine solche bei allen Cnidosporidien vorkommt, ist fraglich.) Die Teilsprößlinge vermitteln die multiplikative Fortpflanzung; sie dringen in neue Zellen ein (Fig. 1034, *6* und *7*) und wachsen daselbst zu vielkernigen Gebilden heran, welche bald aus den Zellen herausfallen und schon frühzeitig Sporen zu bilden anfangen (Fig. 1034, *10—13*) und damit zur propagativen Fortpflanzung schreiten.

Vermehrung der vielkernigen Stadien, auch während die Sporenbildung in vollem Gang ist, ist oft beobachtet worden und verläuft als plasmotomische Teilung oder Knospung.

Die Sporenbildung geht in folgender Weise vor sich. In dem vielkernigen Plasma des Cnidosporids isoliert sich um einen der Kerne ein Teil des Plasmas durch die Entstehung einer Grenzzone, einer „Lücke". Es ist dies ein sehr merkwürdiger Vorgang, eine Art innerer Knospung (Fig. 1034, *10*). Aus solchen Plasmaportionen werden durch einen komplizierten Prozeß die Sporen gebildet.

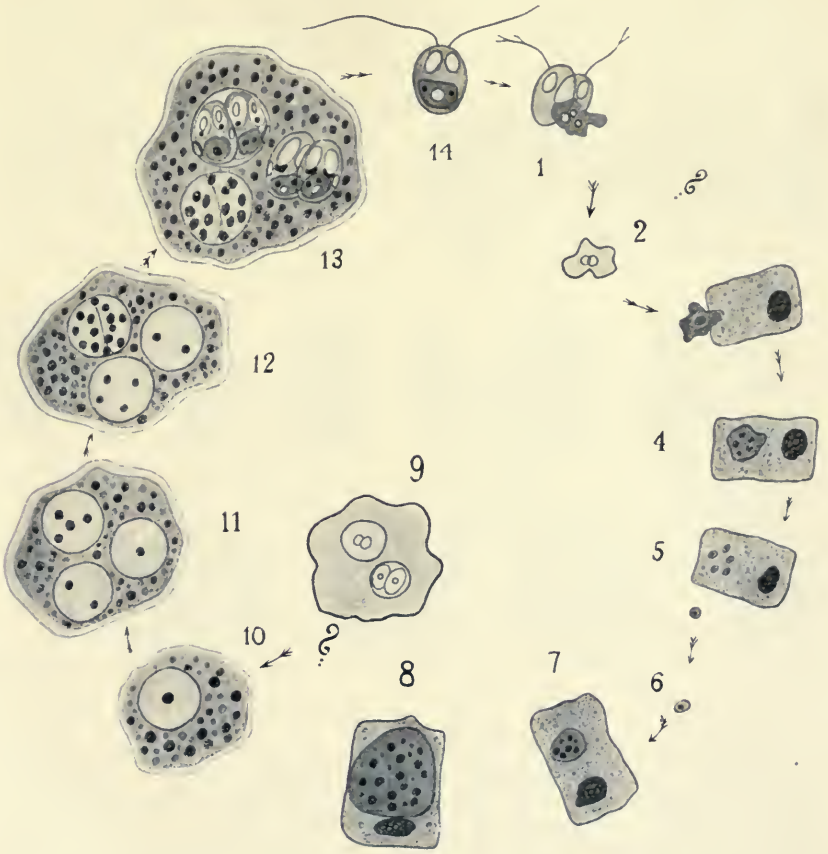



Fig. 1034. Schematischer Entwicklungskreis einer Myxobolusart. *1* Sich öffnende Spore, aus welcher der Amöboidkeim auskriecht. *2* Hypothetische Stelle eines Kopulationsvorganges im Entwicklungskreis. *3* Eindringen des Amöboidkeimes in eine (Epithel-)Zelle. *4* Kernvermehrung. *5* Multiple Teilung. *6* Auswanderung der Teilprodukte. *7* und *8* Wachstum derselben in einer neuen Zelle, Kernvermehrung. *9* Hypothetischer Ort eines Kopulationsvorganges. *10* Bildung eines Pansporoblasten. *11* und *12* Bildung weiterer Pansporoblasten, Kernvermehrung in diesen; in *12* hat sich in einem von ihnen die Teilung in zwei Sporoblasten vollzogen. *13* Umwandlung der Sporoblasten in die Sporen. *14* Reife Spore nach Ausstoßung der Polfäden.

Gleichzeitig oder danach bilden sich bei den hier als Beispiel behandelten Formen noch zahlreiche derartige abgegrenzte Plasmaportionen, daher können sich im Plasma des noch wachsenden Cnidosporids alle Stadien der Sporenbildung nebeneinander vorfinden (Fig. 1034, *11—13*). Als Pansporoblasten bezeichnen wir mit einem

in der Literatur allgemein gebräuchlichen Ausdruck diese Plasmaportionen, welche mehrere Sporoblasten und fernerhin mehrere Sporen aus sich hervorgehen lassen. Damit sollen sie vorläufig von den Sporonten der Telosporidia unterschieden werden.

Solche Pansporoblasten können nach Keysselitz noch Vermehrungsvorgänge durchmachen (vgl. Fig. 1035 A—$A_2$); man unterscheidet dann Pansporoblasten 1. und 2. Ordnung.

Die späteren Vorgänge, welche zur Bildung der Sporen führen, sind in der neueren Zeit von mehreren Untersuchern geschildert worden (Schröder, Keysselitz, Mercier, Awerinzew, Auerbach u. a.). Ihre Arbeiten haben unsere Kenntnisse in manchen Punkten sehr vermehrt, aber das Problem der Fortpflanzung, speziell der sexuellen Vorgänge. bei den Cnidosporidien noch nicht vollkommen geklärt. Dies ist bei den Schwierigkeiten, welche die Kleinheit der Elemente, die langsame Entwicklung und die eigenartige Lagerung der Parasiten im Wirt mit sich bringen, wohl zu begreifen. Und da man bei der Untersuchung meist auf die Kombination gefärbter Präparate angewiesen ist, so ist es begreiflich, daß jeder der Autoren eine von den anderen abweichende Darstellung der Entwicklung gibt.

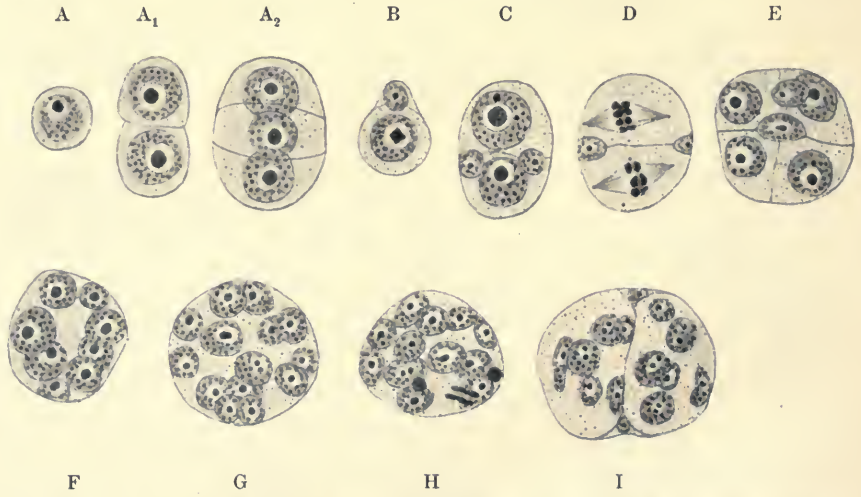



Fig. 1035 A—I. Myxobolus Pfeifferi. Bildung und Entwicklung der Pansporoblasten. A—$A_2$ Junger Pansporoblast und dessen Vermehrung. B—I Die Entwicklung eines Pansporoblasten. B Zweizellenstadium. C Vierzellenstadium. D Uebergang zu E Sechszellenstadium. F 8-kerniges, G 14-kerniges Stadium. H 12-kerniges Stadium infolge von Degeneration des 13. und 14. Kerns. I Bildung der beiden Sporoblasten. (Nach Keysselitz.)

Ich hatte in der 1. Auflage dieses Buches in dem Schema der Entwicklung der Myxosporidien zwei Stellen angegeben, an denen hypothetisch Befruchtungsvorgänge für möglich erklärt wurden. Für beide Stellen resp. ihre Nachbarschaft in dem Zeugungskreis sind derartige Vorgänge angegeben worden, deren Deutung allerdings noch Zweifeln begegnen kann.

Das Plasma eines Pansporoblasten [1]) zeichnet sich durch größere Dichtigkeit und dementsprechend intensivere Farbspeicherung im gefärbten Präparat vor dem umgebenden Plasma aus. Der Pansporoblast ist zunächst einkernig; doch wird von manchen Autoren angegeben, daß durch Verschmelzung von 2 Pansporoblasten ein später er-

1) Von Keysselitz wegen der von diesem Autor geschilderten späteren Vorgänge auch „Gametoblast" genannt.

folgender geschlechtlicher Vorgang eingeleitet werde (vgl. unten S. 1005 und vor allem die Angaben über Tetractinomyxon S. 1057).

Durch Kernvermehrung wird der Pansporoblast vielkernig; die Zahl der entstehenden Kerne ist verschieden nach den Familien der Cnidosporidien. Für viele der Myxosporidien ist die Zahl von 14 Kernen typisch. Vielfach lassen sich, wenigstens zunächst, um die einzelnen Kerne abgegrenzte, Zellen entsprechende Plasmaportionen erkennen, später ist meist eine scheinbar einheitliche Plasmamasse vorhanden.

Sie zerfällt in zwei Partien (Fig. 1035 I), welche je 6 Kerne umschließen, während zwei als „Restkerne“ oder richtiger „Pansporoblastenhüllkerne“ in einer dünnen Hüllschicht außerhalb der Sporen bleiben und im Lauf der weiteren Entwicklung allmählich zugrunde gehen. Die beiden in dem Pansporoblasten entstandenen Plasmamassen stellen die Sporoblasten dar, aus deren jedem je eine Spore hervorgeht.

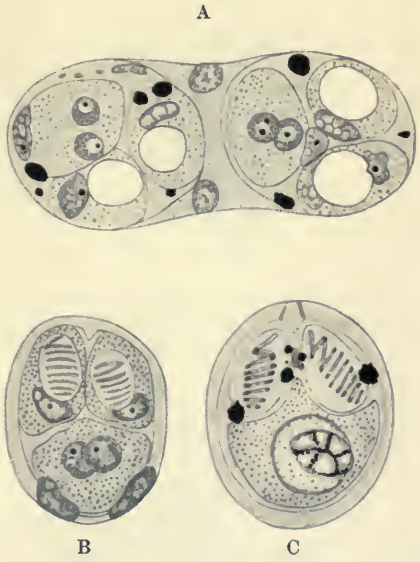



Fig. 1036 A—C. Myxobolus Pfeifferi. A Pansporoblast mit Restkernen, Schalenbildungskernen, Polkapselkernen und Kernen der Amöboidkeime. B Zweikernige Spore. C Reife, einkernige Spore, hinter dem Kern ist die jodophile Vakuole sichtbar. (Nach Keysselitz.)

In jedem der Sporoblasten sondert sich nun wieder das Plasma in verschiedene Portionen, wobei die 6 Kerne verschiedene Schicksale haben.

Zwei der Kerne, umgeben von dünnen Plasmalagen, welche sich an der Oberfläche des Sporoblasten abspalten und die Hälften der Schale erzeugen, sind die Schalenbildungskerne. Je einer entspricht einer der Schalenklappen der fertigen Spore.

Um zwei weitere sondert sich je eine ovale Portion Plasma ab, welche eine Polkapsel erzeugt; wir bezeichnen sie als die beiden Polkapselbildungskerne. Im Innern der Plasmaportion bildet sich eine Vakuole, in welcher sich ein spiral aufgewundener hohler Schlauch, der Polfaden, entwickelt, der sehr in Anordnung, Ausschleuderungsweise und Funktion an den Nesselkapselfaden der Cnidarier erinnert.

Die zwei letzten Kerne sind in derjenigen Plasmaportion eingeschlossen, welche den Amöboidkeim darstellt, denjenigen Bestandteil der Spore, welcher die Infektion neuer Wirte vermittelt und damit der propagativen Fortpflanzung dient. Für manche Formen (vgl. Sphaeromyxa, Fig. 1037 b) wird auch die Abstoßung von rasch zugrunde gehenden Reduktionskernen durch die Kerne des Amöboidkeimes angegeben.

Während man früher annahm, daß der Amöboidkeim zuerst einkernig sei und erst sekundär zweikernig werde, berichten neuere

Untersucher übereinstimmend, daß er aus dem Sporoblasten zweikernig übernommen werde, und daß die beiden Kerne nachträglich zu einem verschmelzen. Es wird nun angenommen, daß diese Verschmelzung den Abschluß eines geschlechtlichen Vorganges darstelle, dessen Vorbereitung lange vorher begonnen habe und von den verschiedenen Autoren verschieden geschildert wird.

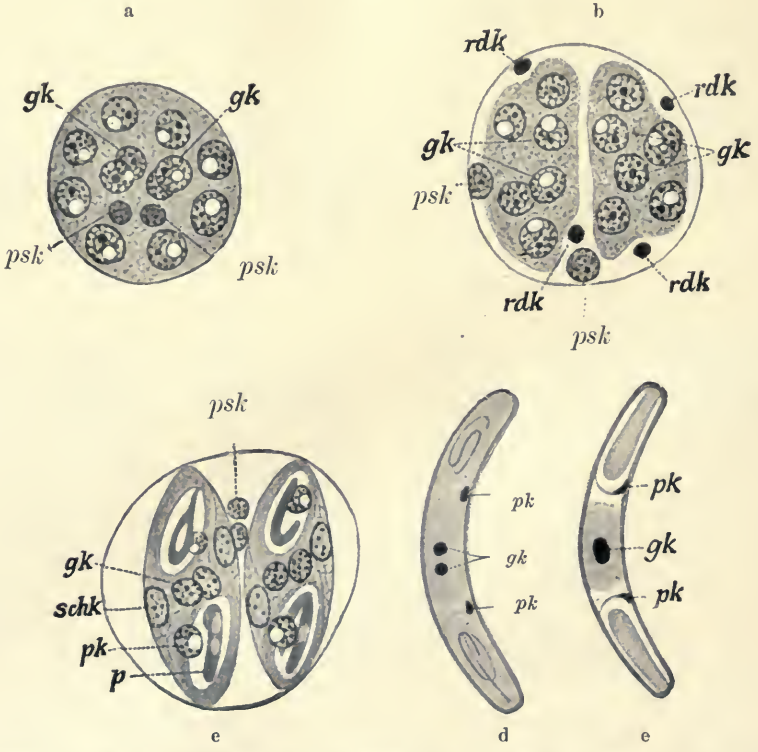



Fig. 1037 a—e. Sphaeromyxa Sabrazesi (Lav. u. Mesn.). Bildung der Sporen. a Pansporoblast mit 14 Kernen. *psk* 2 Pansporoblastenkerne. *gk* 2 Gametenkerne. b Beginnende Differenzierung der Sporen in dem Pansporoblasten. Jede Sporenanlage enthält 6 Kerne, je 2 (*gk*) die Gametenkerne. Davon 2 Pansporoblastenkerne (*psk*) und 4 von den Gametenkernen gebildete Reduktionskerne (*rdk*) liegen neben den Sporenanlagen in der Pansporoblastenhülle. c Weiterentwicklung der Sporen, innerhalb jeder derselben sind nun unterscheidbar je 2 Polkapselkerne (*pk*) neben den Polkapselanlagen, je 2 Schalenkerne (*schk*), je 2 Gametenkerne (*gk*), in der Pansporoblastenhülle sind noch die 2 Pansporoblastenkerne (*psk*) zu erkennen. d Fertige Spore mit noch getrennten Gametenkernen (*gk*). *pk* Polkapselkerne. e Die Gametenkerne sind zu einem Synkaryon verschmolzen: reife Spore. (Nach O. Schröder aus Hartmann.)

Die meisten Autoren stimmen jetzt in der Darstellung folgender Vorgänge überein:

Im vielkernigen Protoplasma des Myxosporids sondern sich die Pansporoblasten oder Gametoblasten in der oben geschilderten Weise als einkernige Plasmaportionen — zellengleiche Bildungen — ab (Fig. 1035 A). Sie werden durch Kernteilung zweikernig. Der eine Kern kann kleiner sein als der andere. Je zwei solche zweikernige Gametoblasten verschmelzen nun zu einem vierkernigen Pansporoblasten (Fig. 1035 C). Die kleinen Kerne werden nun zu Hüllkernen resp. Pansporoblastenkernen. Die anderen Kerne machen lebhafte Vermehrungsvorgänge durch, in deren Verlauf die Pansporoblasten 14-kernig werden. Dann tritt die oben angegebene Sonderung in

die beiden 6-kernigen Sporenanlagen ein, deren Kerne sich differenzieren, so daß zuletzt im Amöboidkeim 2 Gametenkerne übrig sind, während die übrigen Kerne resp. ihr Plasma zu Hilfsapparaten der Spore verbraucht wurden.

In der reifen Spore verschmelzen die beiden Kerne des Amöboidkeimes; es kommt auch vor, daß die Verschmelzung erst nach dem Auskriechen des Amöboidkeimes im neuen Wirt stattfindet (so bei Myxidium bergense nach Auerbach).

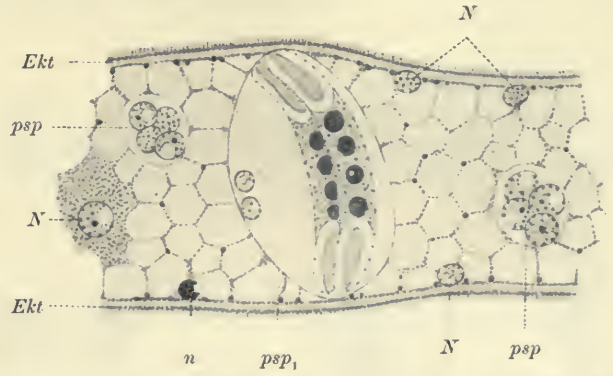



Fig. 1038. Quersehnitt durch Sphaeromyxa Sabrazesi L. u. M. *Ekt* Ektoplasma, aus einer einzigen Wabenschicht bestehend, trägt auf der Außenseite einen 1 μ hohen Bürstenbesatz. Zwischen den beiden Ektoplasmalagen das großvakuolige Entoplasma mit Einschlüssen: *N* große Kerne, *n* kleine Kerne. *psp* Pansporoblasten auf dem vierkernigen Stadium. $psp_1$ Pansporoblast nach Beendigung der Sporenbildung: links die zwei Pansporoblastrestkerne, rechts die zwei fertigen Sporen. Jede Spore enthält an den Enden je eine Polkapsel, dazwischen außen die beiden Polkapselkerne, innen die 2 Amöboidkeimkerne. Die Schalenbildungskerne sind schon aufgebraucht. Vergr. 1200. (Nach O. Schröder.)

Nach dieser Darstellung wäre die Befruchtung bei den Myxosporidien ein autogamischer Vorgang (vgl. S. 225). Wenn sich aber die Angaben Auerbachs bestätigen, so geht im Entwicklungszyklus ein Plasmogamievorgang voraus, welcher die Befruchtung zu einem Vorgang der Amphimixis stempelt. Nach diesem Autor dringen nämlich die jungen einkernigen Amöboidkeime von Myxidium bergense

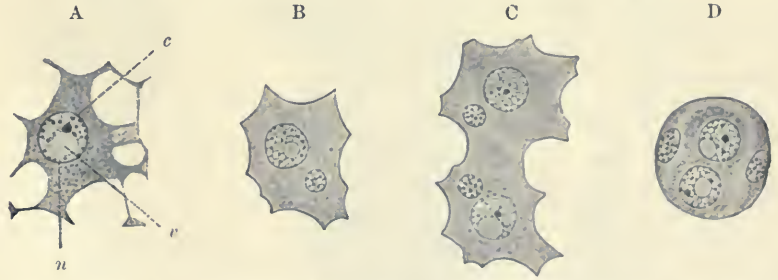



Fig. 1039 A—D. Sphaeromyxa Sabrazesi (Lav. u. Mesn.). Bildung der Pansporoblasten. Vergr. 1500. A Junger Gametoblast. (*n* Kern, *v* Vakuole, *c* Karyosom.) B Gametoblast im zweikernigen Zustand. C Versehmelzung zweier zweikerniger Gametoblasten. D Aus einer solchen Verschmelzung hervorgegangener junger Pansporoblast. (Nach O. Schröder.)

Auerb., welche vom Darm durch den Gallengang heraufgewandert sind, in die Epithelzellen der Gallenblase von Gadus virens ein. Von dort wandern sie in das Lumen der Gallenblase über. Daselbst vermehren sie sich durch Teilung. Später legen sich zwei gleich große einkernige Keime aneinander. Der Kern des einen wird durch eigenartige Vorgänge auf die Hälfte seiner Größe reduziert, und es wird mit der einen Hälfte des Chromatins auch eine Portion Plasma abgestoßen. Nach

der Verschmelzung der beiden Keime enthält nun das Produkt zwei Kerne, einen großen und einen kleinen, welche nicht miteinander verschmelzen, sondern beim Wachstum des Myxosporids sich durch Teilung unabhängig voneinander vermehren. Auf sie sind dann die stets in einem Myxosporid vorhandenen verschieden großen Kerne zurückzuführen.

Viele der Angaben anderer Autoren, so von Mercier, Awerinzew u. a., weisen ebenfalls auf eine Vereinigung von eventuell sexuell differenzierten Kernen in einem Pansporoblasten hin. Nach Keysselitz entstehen die eigent-

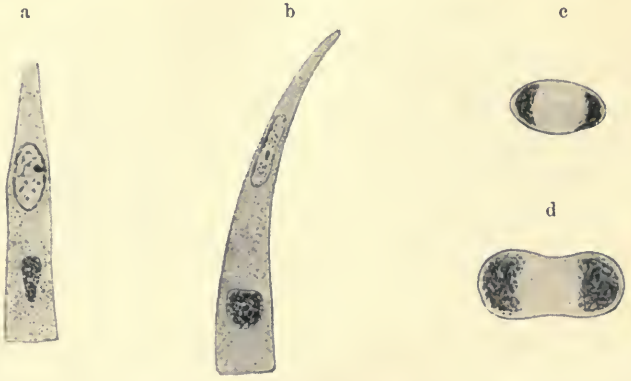



Fig. 1040 a—d. Intracelluläre Stadien aus dem Epithel der Gallenblase von Gadus virens. a von Myxidium bergense, b von Myxobolus Pfeifferi. c und d Teilung (multiplikative Vermehrung) junger Keime in der Galle von Gadus virens. (Nach Auerbach.)

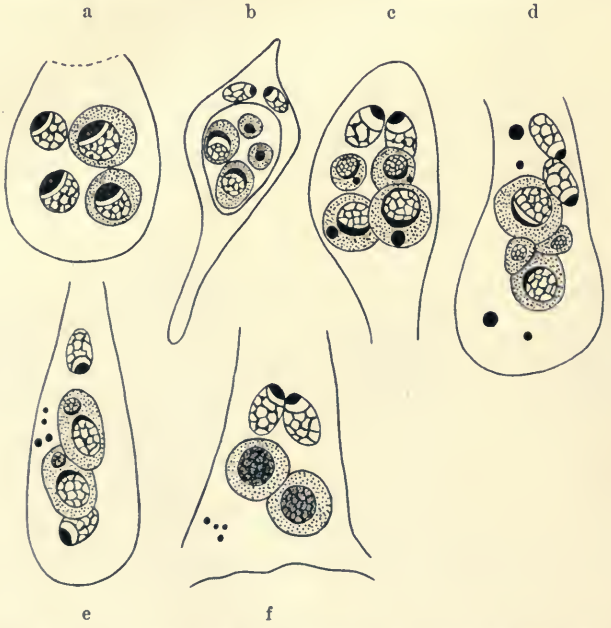



Fig. 1041 a—f. Sporenbildung bei Ceratomyxa drepanopsettae Awer. a Bildung von zwei „somatischen" und zwei „Geschlechtskernen" durch Teilung der ursprünglichen zwei Kerne. b Entstehung von „Mikro- und Makrogameten". c Deren angebliche Reduktion. d—f Kopulation der Gameten, Bildung von je einem Sporoblasten mit einem Synkaryon. Die Kerne mit dem seitlichen Binnenkörper sind die somatischen Kerne. Vergr. 1500. (Nach Awerinzew.)

lichen Pansporoplasten durch Vereinigung sogenannter Propagationszellen. Er beobachtete Bildung einkerniger Propagationszellen bei Myxobolus Pfeifferi Thél., die sich unter mitotischer Teilung ihrer Kerne vermehrten und zu Gruppen vereinigten. Je zwei solcher Propagationszellen sollen sich zu Beginn der Sporenbildung nach Abschnürung einer kleinen Zelle vereinigen. Die kleinen Zellen sollen um die großen Zellen, die einkernigen Gametoblasten, eine Hülle bilden. Letztere liefern durch mitotische Teilungen die typischen 12 Kerne.

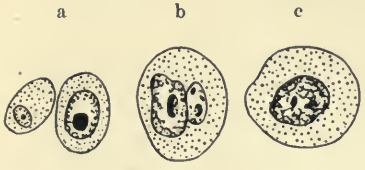



Fig. 1042 a—c.

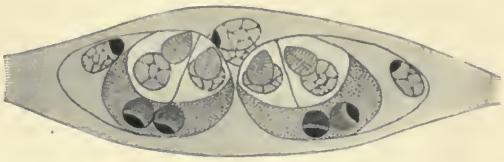


Fig. 1043.

Fig. 1042 a—c. Angeblicher Mikro- und Makrogamet (a) von Myxobolus Pfeifferi und deren Verschmelzung (b u. c). (Nach Mercier.)

Fig. 1043. Ceratomyxa drepanopsettae Aw. Sporenbildung bei einem disporen Myxosporid. Jede Spore entsteht in einem gesonderten Sporoblasten. (Nach Awerinzew.)

Mercier schließlich ist der Meinung, daß die einkernigen Pansporoblasten durch Kopulation zweier verschieden großer „Gameten" entstehen, so daß die eigentlichen geschlechtlichen Vorgänge an eine ganz andere Stelle des Zyklus geschoben würden und die Zellen des Pansporoblasten schon einem Synkaryon entstammten (Fig. 1042).

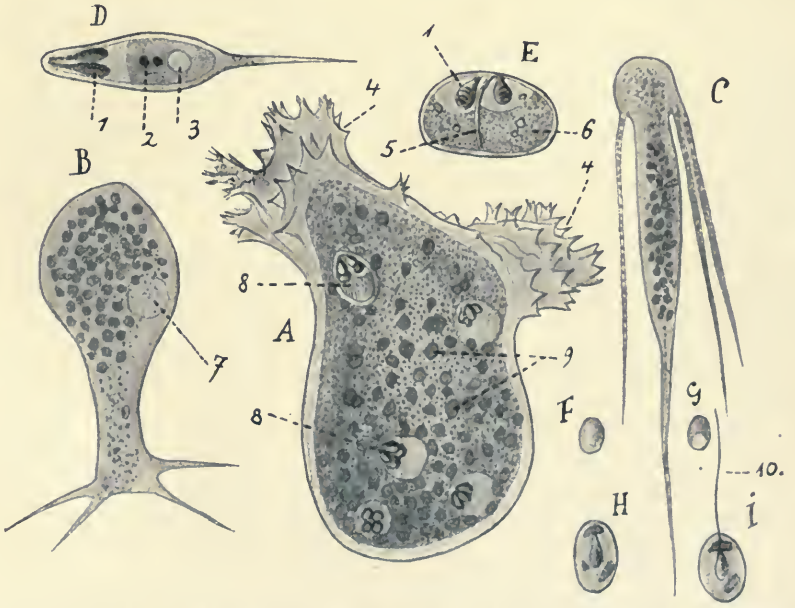



Fig. 1044 A—I. Formen von Cnidosporidien und ihren Sporen. A Chloromyxum Leydigi. B u. C Leptotheca agilis in verschiedenen Bewegungszuständen. D Spore von Henneguya psorospermica, gefärbter Schnitt. E Spore von Leptotheca agilis in frischem Zustand. F—I Sporen von Nosema bombycis. F u. G in frischem Zustand. H u. I mit Salpetersäure behandelt. I mit ausgestoßenem Polfaden. *1* Polkapseln, *2* Kerne, *3* Vakuole, *4* Pseudopodien, *5* Naht, *6* Protoplasma mit Fettkörnchen, *7* Pansporoblast, *8* Sporen, *9* gelbe Tröpfchen, *10* ausgestoßener Polfaden. (B u. C nach Doflein, die übrigen nach Thélohan aus Lang.)

Ich glaube, wir dürfen uns nicht verhehlen, daß die vorliegenden Angaben noch voll von Widersprüchen und Unklarheiten sind. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß alle bisherigen Angaben die eigentlichen geschlechtlichen Vorgänge bei den Myxosporidien noch gar nicht berühren. Die Untersuchung der außerordentlich kleinen Objekte ist ja sehr schwierig; die Stadien müssen aus den toten Präparaten kombiniert werden, und die Kombination wird sehr erschwert durch die an Metazoen erinnernde Komplikation in vielzelligem Bau und in der Bildung der Fortpflanzungskörper. Sind ja doch bei manchen Formen die Sporen aus wohl voneinander gesonderten Zellen in einheitlichem Zusammenwirken aufgebaut.

Ob wir in den verschiedenen beschriebenen Kernverschmelzungen wirklich geschlechtliche Vorgänge erblicken dürfen, scheint mir sehr zweifelhaft. Die schwankenden Angaben über Zeitpunkt und Ablauf der Verschmelzungsvorgänge sprechen sehr gegen die bisherigen Deutungen. Vor allem scheinen mir alle Angaben über Autogamie sehr unsicher. Doch ist von neuen Forschungen eine neue Deutung der Beobachtungen zu erwarten.

Für einige Formen wird auch angegeben, daß sie nur je eine Spore in einem als isolierter Sporoblast aufzufassenden Gebilde entwickeln, welches sich genau so verhält wie die Sporoblasten, die sonst zu zweien in einem Pansporoblasten vereinigt sind (Ceratomyxa drepanopsettae Awerinzew, Chloromyxum cristatum Léger) (Fig. 1042).

Manche Formen bilden bei diesen Prozessen nur einige Sporen, andere bis zu ungeheuren Mengen, welche dann in umfangreichen Cysten beieinander liegen und meist durch den Tod ihrer Wirte ins Freie gelangen.

Da jede einzelne Spore eine ziemlich widerstandsfähige Schale bildet, so können sie mancherlei Unbilden widerstehen. Geraten sie jedoch in den Darm ihres Wirts, so werden sofort die Fäden der Polfäden ausgestoßen (Fig. 1034, *14*), und die Spore so wahrscheinlich an die Wand des Darmes angeheftet, indem die Fäden wie jene der Nesselkapseln der Cnidarier sich ankleben oder einbohren. Die Schale der Spore fällt meist in zwei Hälften auseinander, der Amöboidkeim schlüpft aus (Fig. 1034, *1*).

Dann muß er, um seinen definitiven Sitz im Wirtsorganismus zu erreichen, eine Wanderung unternehmen. Während dieser oder im Anschluß an sie erfolgt die oben erwähnte multiplikative Fortpflanzung.

In manchen Punkten weicht von der hier gegebenen Schilderung die Entwicklung der hoch differenzierten Actinomyxideen ab (s. u. S. 1055).

Wir teilen die Cnidosporidia auf Grund der Sporenmorphologie in folgende Unterordnungen:

1. Im Pansporoblasten entstehen immer (1—)2 Sporen mit 2—5 Polkapseln, welch letztere im frischen Zustand sichtbar sind:
   1. Unterordnung: **Myxosporidia.**
2. Im Pansporoblasten entstehen 1, 4, 8 oder viele Sporen mit einer Polkapsel, welche meist erst nach Behandlung mit Reagentien sichtbar wird . . . . . 2. Unterordnung: **Microsporidia.**
3. Das ganze Tier besteht bei der Sporulation aus einer zweikernigen Hülle, welche 8 Sporen umschließt; diese besitzen 3 in frischem Zustand deutliche Polkapseln und enthalten entweder zahlreiche einkernige Amöboidkeime oder eine vielkernige Masse:
   3. Unterordnung: **Actinomyxidia.**

## 1. Unterordnung.

## **Myxosporidia** Bütschli.

Die Form der Sporen ist eine sehr verschiedenartige und für die einzelnen Gattungen charakteristisch. Um sie zu beschreiben, ist es notwendig, eine bestimmte Orientierungsweise durchzuführen, wobei wir Thélohan folgen. Die Spore ist von zwei schalenartigen Klappen umhüllt und besitzt eine, zwei oder mehrere Polkapseln. Man orientiert nun die Spore folgendermaßen: Die Polkapseln bezeichnen das Vorderende der Spore bei einer Art, wie Myxobolus z. B. (Fig. 1046). Die Ebene der Naht zwischen beiden Schalen ist senkrecht zur Unterlage zu orientieren, so daß wir also von einer rechten und linken Schale sprechen, nicht von einer oberen und einer unteren (Fig. 1046 B).

Von diesem Grundtypus lassen sich alle Haupttypen der Myxosporidiensporen ableiten; die verschiedenen Formen entstehen, indem bald die eine, bald die andere Achse sich verlängert oder sich verkürzt, oder der Zwischenraum zwischen den Polkapseln sich vergrößert. Weitere Mannigfaltigkeiten werden durch Skulptierung der Oberfläche oder durch Anhangsgebilde geschaffen. Die langen Fortsätze bei manchen Sporen werden von Doflein als Schwebevorrichtungen aufgefaßt, welche die Verbreitungsfähigkeit der Art erhöhen (vgl. auch unten bei den Actinomyxidien).

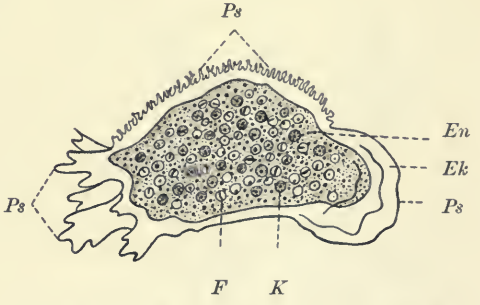



Fig. 1045. Myxidium Lieberkühni. *Ek* Ektoplasma, *En* Entoplasma, *F* Fetttropfen, *K* Kerne, *Ps* Pseudopodien. Vergr. 800. (Nach Schröter.)

Bei den Formen, welche in hohlen Organen der Wirte vorkommen, ist eine multiplikative Fortpflanzung durch Zerfall der vielkernigen Tiere in vielkernige Nachkommen nachgewiesen worden: Plasmotomie. Es kommt sowohl einfache als auch multiple Plasmotomie vor (s. auch Fig. 1058 und 1055 C), letztere ist allerdings bestritten worden.

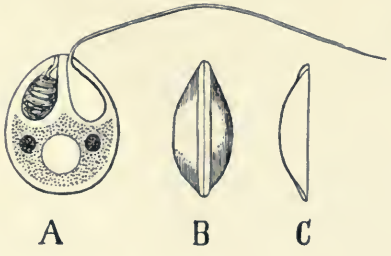



Fig. 1046 A—C.

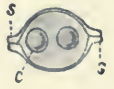



Fig. 1047.

Fig. 1046 A—C. Schema einer Myxobolusspore. A Von links gesehen; punktiert ist der Amöboidkeim, in ihm sind zwei Keime und die Vakuole zu sehen, ein Polfaden ist aufgerollt, der andere ausgestoßen. B Von oben gesehen, um die Naht zwischen beiden Schalenklappen zu zeigen. C Eine einzelne Schalenklappe.

Fig. 1047. Querschnitt durch eine solche Spore. *s* die Schalenklappen, *c* die Polkapseln.

Die meisten Myxosporidien sind ziemlich klein, manche nur 12—15 μ, andere bis zu mehreren Millimetern groß.

Die Myxosporidien sind ausschließlich Parasiten von Fischen und einigen Reptilien und Amphibien, welche wenigstens teilweise im Wasser leben.

Die höher organisierten Formen kommen in der Gallenblase, der Harnblase und den Nierenkanälchen vor, die Gewebeschmarotzer bewohnen alle Gewebe ihrer Wirte, nur im Hoden sind sie noch nicht gefunden worden. Bemerkenswert ist, daß kein einziges Myxosporid als spezifischer Parasit des Darmlumens bekannt ist.

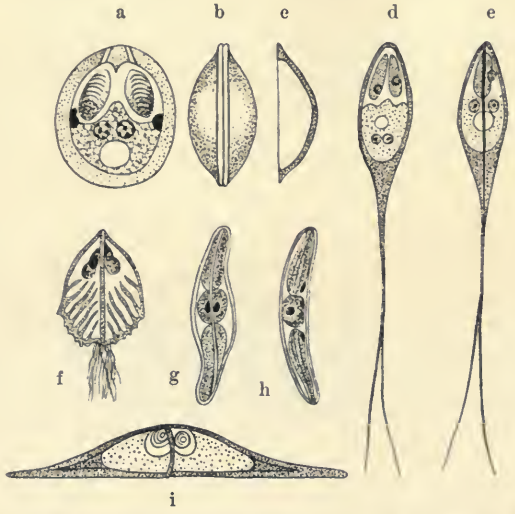



Fig. 1048 a—i. Verschiedene Sporenformen von Myxosporidien. a—c Myxobolus sp. (a von der Fläche, b von der Kante, c einzelne Sporenklappe). d—e Henneguya sp. (d von der Fläche, e von der Kante). f Spore von Chloromyxum Leydigi. g u. h Sporen von Sphaeromyxa hellandica. i Spore von Ceratomyxa sp. (Nach Schröter.)

Eine große wirtschaftliche Bedeutung haben die Myxosporidien dadurch erhalten, daß mehrere Arten als gefährliche Krankheitserreger bei Nutzfischen vorkommen. Die von ihnen hervorgerufenen Epidemien sind zum Teil sehr verheerend gewesen.

Wir teilen die Myxosporidien auf Grund der Zahl der Pansporoblasten und des Baues der Sporen in folgende Legionen:

1. Ein Individuum enthält nur einen Pansporoblasten bzw. entspricht einem solchen und geht nach der Sporenreife zugrunde:
   1. Legion: **Disporea** Doflein.
2. Ein Individuum enthält zahlreiche Pansporoblasten, welche allmählich während des Wachstums entstehen und heranreifen:
   2. Legion: **Polysporea** Doflein.

Die Eigenschaft gewisser polysporen Formen, sowohl in großen Individuen aufzutreten, welche sehr zahlreiche Sporen erzeugen, als auch unter gewissen Umständen nur zu einer geringen Größe heranzuwachsen und dann nach Erzeugung von nur wenigen (oft nur 2—4) Sporen zugrunde zu gehen, weist darauf hin, daß die disporen Formen die ursprünglicheren sind, aus denen die polysporen sich durch unvollständige Teilung ableiten lassen.

### 1. Legion.

### **Disporea** Doflein.

Die hierhergehörigen Formen sind alle Bewohner von Körperhöhlen, meist der Gallenblase. Sie sind amöboid beweglich, oft von

keulenförmiger oder langovaler Form und dann mit fadenförmigen Pseudopodien versehen.

Die Bewohner der Gallenblasen sind meist durch Aufnahme zahlreicher Gallentröpfchen in ihr Plasma entsprechend der Farbe dieser Flüssigkeit: gelb, grün, rötlich gefärbt.

In dem Plasma sondert sich nur ein Pansporoblast ab; das Myxosporid erreicht höchstens die Zahl von 10 (oder ob 12?) Kernen. Von diesen gehen 8 (oder 10?) in die Bildung der Sporen auf, während 2 weitere im Plasma des Tieres bleiben, dort, wie es scheint, aber als Restkerne degenerieren, was natürlich auch den Untergang des Individuums nach der Reifung der Spore zur Folge haben muß (s. Fig. 1052; vgl. hiermit auch die Organisation der Actinomyxidien). Die 2 Plasmakerne scheinen bei manchen Arten direkt den Pansporoblasthüllkernen zu entsprechen, so daß das ganze Tier einem Pansporoblasten vergleichbar ist.

Disporeen sind bisher nur in Fischen und Fröschen (?) gefunden worden.

Wir kennen bisher nur eine einzige Familie, welche ebenso zu charakterisieren ist, wie die Legion.

### Familie: **Ceratomyxidae** Doflein.

Wir führen 2 Gattungen dieser Familie an, die einzigen, welche bisher als sicher zu ihr gehörig nachgewiesen wurden. Sie enthalten meist sehr kleine Arten mit Sporen, deren längster Durchmesser senkrecht zur Nahtebene steht.

1. Schalenhälften der Spore kurz, abgerundet: Gen.: **Leptotheca** Thél.
2. Dieselben konisch, in Fortsätze ausgezogen, welche entweder abgestumpft oder zu langen Spitzen verlängert sind: Gen.: **Ceratomyxa** Thél.

### Gattung: **Leptotheca** Thél.

**Leptotheca agilis** Thélohan.

1892 Ceratomyxa agilis Thélohan, in: Compt. rend. Ac. Sci. Paris. Vol. 115. p. 962.
1895 Leptotheca agilis Thélohan, in: Bull. Sc. France et Belg. Vol. 26. p. 332.
1898 Doflein, Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. 11. p. 294ff. etc.

Die Gestalt des Tieres ist etwa keulenförmig, vorn abgerundet und nach hinten in ein langes, fadenförmiges Pseudopodium ausgezogen. Sonst werden ebenfalls fadenförmige Pseudopodien nur am Vorderende gebildet (Fig. 1049 u. 1044 B u. C). Die Art ist ziemlich klein, die größten Individuen messen 85 μ in der Länge und 20—25 μ in der Breite.

Das Entoplasma zeigt gewöhnlich eine gelbe Färbung infolge der zahlreichen Tröpfchen von Galle, welche in ihm aufgenommen sind. In erwachsenem Zustand, vor der Sporulation ist das Tier meist nur zwei- bis vierkernig; während der Sporulation enthält es 10 Kerne.

Die Sporen sind oval, ein wenig in die Breite gezogen; bei einer Länge von 5—6 μ erreichen sie eine Breite von 6—7 μ (Fig. 1050).

Multiplikative Fortpflanzung, geschlechtliche Vorgänge und Infektionsmodus sind noch ganz unbekannt.

Die Art lebt in der Gallenblase von Trygon pastinaca (L.) und von anderen marinen Fischen, wo sie entweder frei in der Galle flottiert oder an dem Epithel der Gallenblase hinkriecht.

Schädliche Folgen für den Wirt hat der Parasit augenscheinlich nicht, obwohl er sich nicht selten in ungeheuren Mengen findet.

Zu erwähnen wären ferner Leptotheca polymorpha Labbé, L. macrospora Auerb.

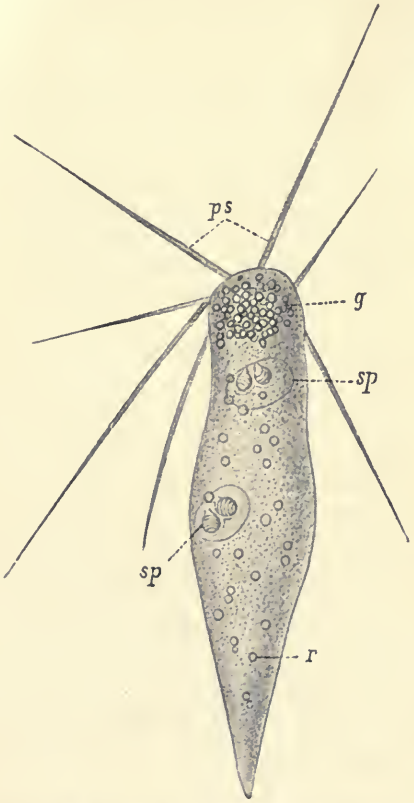



Fig. 1049. Leptotheca agilis. *g* Fettkörnchen. *ps* Pseudopodien. *r* lichtbrechende Granula. *sp* Sporen. (Nach Thélohan aus Wasielewski.)

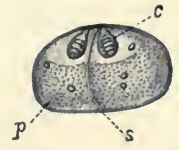



Fig. 1050. Spore von Leptotheca agilis. *c* Polkapsel. *p* Plasma. *s* Schale. (Nach Thélohan aus Wasielewski.)

Gattung: **Ceratomyxa** Thélohan.

### 1. Ceratomyxa appendiculata Thél.

1892 Thélohan in: Compt. rend. Ac. Sciences Paris. Vol. 115. p. 963.
1898 Doflein in: Zool. Jahrb. Abt. Syst. Vol. 11. p. 281.
1899 Labbé in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 91. (Daselbst Literatur.)

Das Myxosporid ist polymorph, es kann sowohl kugelförmig als auch langgestreckt und in zahlreiche Lappen zerschlitzt sein (Fig. 1051). Die Pseudopodien sind entweder lappig oder fadenförmig, das Protoplasma ist fein granuliert.

Multiplikative Fortpflanzung, geschlechtliche Vorgänge und Infektionsmodus sind unbekannt.

Die Sporen des einzigen Pansporoblasten sind nicht sehr in die Breite gezogen (50 μ), während der Durchmesser in der Nahtebene nur 5—7 μ beträgt (Fig. 1051).

Der Parasit bewohnt die Gallenblase von Lophius piscatorius L. und Lophius bedegassa Spin. Er wurde sowohl im Atlantischen Ozean, als auch im Mittelmeer gefunden.

### 2. Ceratomyxa inaequalis Dof.

1897 Doflein, in: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. 11. p. 284.

Die Gestalt dieser Art ist gewöhnlich keulenförmig; das Plasma ist lebhaft beweglich, Ekto- und Entoplasma sind deutlich voneinander geschieden. Die Färbung ist durch Granulation im Entoplasma gelblichbraun.

Die Pseudopodienbildung ist eine sehr schwache. Das Tier mißt 20—40 μ in der Länge, 5—10 μ in der Breite. Dazu kommt ein Schwanzfortsatz, der 30 μ Länge erreichen kann.

Fig. 1052 gibt uns ein Beispiel von der Sporenbildung in einem disporen Myxosporid. Die mit *2* bezeichneten Kerne sind die degenerierenden Restkerne; da außer ihnen keine freien Kerne im Plasma vorkommen, muß das Tier wohl nach der Sporulation zugrunde gehen.

Die Sporen sind sehr durchsichtig; sie sind massiger und gedrungener gebaut, als bei den meisten anderen Arten der Gattung. Die Enden sind ungleichmäßig ausgebildet, indem das eine kolbenförmig angeschwollen ist. Die Spore ist senkrecht zur Nahtebene abgeflacht.

Die Polkapseln sind, von oben gesehen, kreisrund und sind mit der Sporenwand durch eine Plasma (?)-Brücke verbunden. Die Polfäden sind im frischen Zustand nicht sichtbar.

Die Spore mißt in der Länge 6 μ, in der Breite 31 μ, die Polkapsel hat einen Durchmesser von $2^1/_2$—3 μ.

Die Art lebt in der Gallenblase von Crenilabrus mediterraneus und C. pavo, wo sie oft in sehr großen Mengen als harmloser Schmarotzer vorkommt.

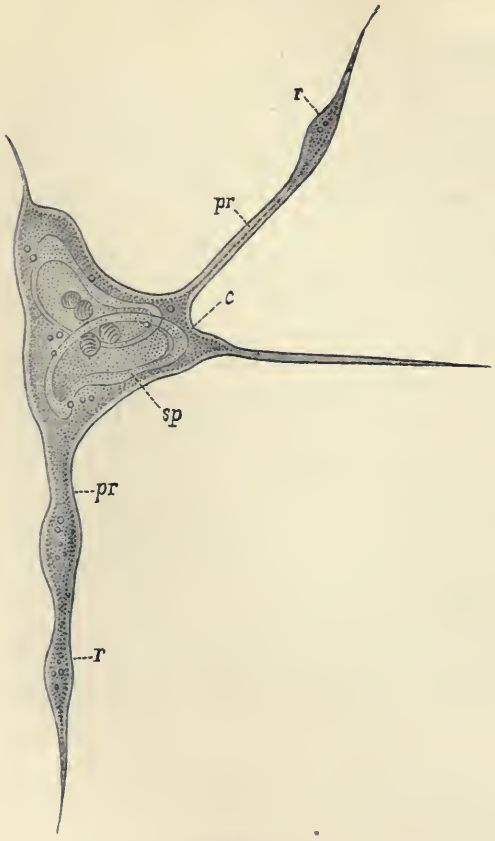



Fig. 1051.

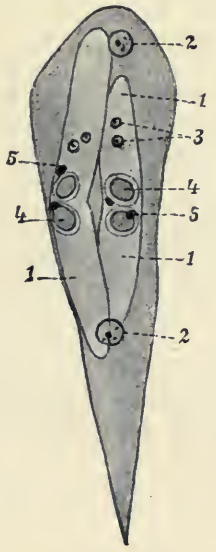



Fig. 1052.

Fig. 1051. Ceratomyxa appendiculata. *c* zentraler Teil des Körpers, in welchem sich die Sporen (*sp*) bilden. *pr* Fortsätze des Körpers mit Anschwellungen (*r*). (Nach Thélohan aus Wasielewski.)

Fig. 1052. Ceratomyxa inaequalis nach einem gefärbten Präparat. *1* die beiden Sporen. *2* die beiden Restkerne. *3* die Sporenkerne (Kerne der zukünftigen Amöboidkeime). *4* Polkapseln. *5* Kerne der Bildungszellen derselben. (Nach Doflein aus Lang.)

### 3. Ceratomyxa linospora Dof.

1898 Doflein, in: Zool. Jahrb. Vol. 11. p. 285.

Diese Art führe ich nur an, um die mit außerordentlich feinen Fortsätzen versehenen Sporen zu demonstrieren. Diese scheinen besonders zum Schweben geeignet (Fig. 1053). Bei einer Länge des Sporenkörpers von 10—12 μ und einer Breite von 5 μ messen die

feinen Fortsätze bis zu 20 μ in der Länge, so daß eine Gesamtlänge der Spore von 50 μ resultiert.

Fig. 1053. Spore von Ceratomyxa linospora. (Nach Doflein.)

### 4. **Ceratomyxa drepanopsettae** Awerinzew.

1908 Awerinzew, Studien über parasitische Protozoen. I. Die Sporenbildung bei Ceratomyxa. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 14. p. 74.

Diese Art aus der Gallenblase von Pleuronectes platessa L. und Drepanopsetta platessoides Fabr. hat neuerdings ihrem Entdecker zu sehr interessanten Untersuchungen über die Entstehung der Sporen ohne Pansporoblasten in isolierten Sporoblasten und über die geschlechtlichen Vorgänge das Material geboten. Awerinzew beschreibt die gesonderte Anlage der zwei einzigen Sporoblasten im Körper des Tieres, welches in seiner Gesamtheit einem Pansporoblasten zu homologisieren ist. Das Myxosporid ist anfangs zweikernig, vermehrt durch Mitose seine Kerne auf 4. Zwei davon sind die somatischen Kerne des disporen Myxosporids. Sie entsprechen den Pansporoblasthüllkernen, die wir oben bei den Polysporeen beschrieben. Die beiden anderen Kerne sollen Geschlechtskerne darstellen. Um sie sollen sich Plasmaportionen absondern, die verschieden groß sind; sie bilden auf diese Weise Makro- und Mikrogametocyten; durch eine Teilung wandeln sich diese in zwei Makro- und zwei Mikrogametocyten 2. Ordnung um, welche je durch Abstoßung eines färbbaren Körperchens, das mit einem Reduktionskörper verglichen wird, zu Makro- und Mikrogameten reifen sollen. Diese verschmelzen paarweise miteinander. So entstehen zwei Sporoblasten mit je einem Synkaryon. Aus ihm gehen in jedem Sporoblasten 6 Kerne hervor, die in 5 getrennten Zellen eingeschlossen sind, je einer in den Schalen- und Polkapselzellen, zwei im Amöboidkeim (Fig. 1041 u. 1043).

## 2. Legion.

## **Polysporea** Doflein.

Diese Gruppe umfaßt die meisten Gattungen der Myxosporidien, sowohl Bewohner der Körperhöhlen als auch echte Gewebeschmarotzer.

Die beim Wachstum entstehenden, oft sehr großen Individuen können eine große Anzahl von Kernen enthalten, ehe sie zu sporulieren beginnen. Die Sporenbildung geht dann in der Weise vor sich, wie sie oben (S. 1003) geschildert wurde. Unterdessen kann das Wachstum des Individuums andauern, doch wird schließlich der ganze Körper bis auf Reste, welche als unbrauchbar zurückbleiben, in Sporen aufgeteilt. Besonders bei cystenbildenden Formen findet man oft nur noch Sporen in der Cyste, während von dem ursprünglich vorhandenen Körperplasma kaum noch Spuren nachweisbar sind (Fig. 1068).

Die Zahl der Sporen kann eine ungeheuer große sein, dies gilt besonders für die Gewebeparasiten. Hier kann es vorkommen, daß eine Cyste die Größe eines Hühnereies erreicht; in diesem Fall zählen

natürlich die Sporen nach Millionen. Doch haben in manchen solchen Fällen mehrere Individuen zum Zustandekommen der Cyste beigetragen. Die Bewohner der Körperhöhlen sind meist von kleineren Ausmaßen; immerhin finden sich Exemplare, welche mehrere hundert Sporen enthalten. In den Gallenblasen findet man manchmal Arten, welche als einheitliche Masse das Endothel überziehen, indem sie in Form einer Hohlkugel eine Blase in der Blase darstellen. — Diese großen Individuen sind jedoch auf die plasmogamische Verschmelzung zahlreicher kleinerer zurückzuführen.

Polysporeen kommen in Fischen, Reptilien und Amphibien und Arthropoden vor. Einige Arten sind die Erreger von verheerenden Fischkrankheiten.

Wir teilen die Legion in mehrere Familien, welche sich folgendermaßen nach dem Bau ihrer Sporen charakterisieren:

1. Keine Vakuole im Amöboidkeim . . . . . 2
   Im Amöboidkeim befindet sich eine mit Jod färbbare Vakuole: 3. Familie: **Myxobolidae** Thélohan.
2. Sporen mit 4 Polkapseln . . 2. Familie: **Chloromyxidae** Thél.
   Sporen mit 2 Polkapseln: 1. Familie: **Myxidiidae** Thél. em. Dof.

### 1. Familie: **Myxidiidae** Thélohan em. Doflein.

Die Abgrenzung dieser Familie ist auch nach Ausscheidung der Ceratomyxidae noch keine natürliche; doch muß man eventuell genauere Untersuchungen abwarten, ehe dies nachgeholt werden kann,

Es gibt zwar unter den Myxidiiden sowohl Parasiten der hohlen Organe als auch Gewebeparasiten, aber die letzteren sind ziemlich harmlos, nicht mit den echten Krankheitserregern vergleichbar. Wir behandeln daher nur einige Gattungen in wenigen Arten als Beispiele.

#### Gattung: **Myxidium** Bütschli.

**Myxidium Lieberkühni** Bütschli.

1882 Bütschli, in: Bronn, Klassen und Ord. des Tierreichs. Vol. 1. Protozoa. p. 593.
1895 Cohn, L., Ueber die Myxosporidien von Esox lucius und Perca fluviatilis. In: Zool. Jahrb. Anat. Vol. 9. p. 227.
1899 Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 92. (Daselbst Literatur.)
1902 Laveran et Mesnil, Sur la multiplication endogène des Myxosporidies. In: C. R. Soc. Biol. Paris. 2. Mai.

Das Myxosporid ist von veränderlicher Form. Ekto- und Entoplasma sind deutlich geschieden; die äußere Zone des letzteren (Cohns Mesoplasma) ist auch nach innen scharf abgegrenzt. Bei älteren Exemplaren ist das Entoplasma von zahlreichen gelben Granulationen, von Fetttröpfchen und Hämatoidinkristallen erfüllt.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Bildung zahlreicher Knospen ist angegeben (Fig. 1055 C); diese findet bei Exemplaren statt, welche

Fig. 1054. Myxidium Lieberkühni. Mehrere Exemplare am Harnblasenepithel des Hechtes haftend. Schnittbild. Vergr. 800. (Nach Schröter.)

noch keine Sporen gebildet haben. Nach Laveran und Mesnil kommt eine solche nicht vor, sondern nur Teilung kleiner Individuen.

Die älteren Exemplare enthalten sehr zahlreiche Sporen (Fig. 1055 D). Diese sind spindelförmig mit sehr spitzen Enden, ihre Oberfläche ist längsgestreift; die Polkapseln befinden sich an den beiden Enden (Fig. 1055 E, F); die Sporen sind 18—20 μ lang und 5—6 μ breit.

M. Lieberkühni kommt in der Harnblase des Hechtes vor, wo es oft in ungeheueren Mengen die ganze Innenwand überzieht.

Geschlechtliche Vorgänge und Infektionsmodus sind noch ganz unbekannt. Jedenfalls sind die Behauptungen, M. Lieberkühni sei als Gewebeparasit in der Wand der Harnblase gefunden worden, darauf zurückzuführen, daß das Myxosporid oft tief in den Falten des Harnblasenepithels vorkommt: auf Schnitten wird dann eine Lage im Gewebe selbst vorgetäuscht.

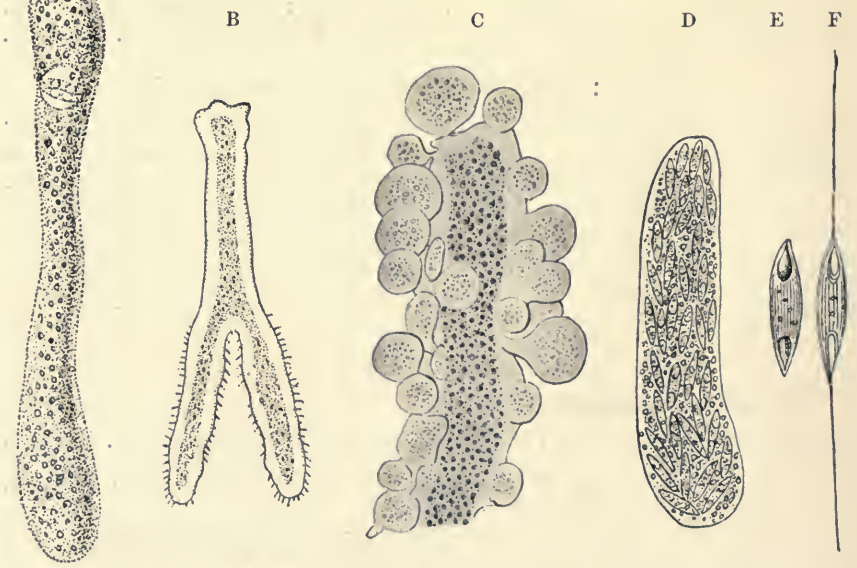



Fig. 1055 A—F. Myxidium Lieberkühni. A mit zwei Sporen und Pseudopodien am Vorderende (nach Lieberkühn). B Gabelförmiges Individuum mit cilienartigem Besatz des Ektoplasmas (nach Bütschli). C Vorderende eines Exemplars mit zahlreichen Knospen (nach Cohn). D Exemplar mit zahlreichen Sporen. E Spore. F mit ausgestoßenen Polfäden (D, E und F nach Balbiani). (C aus Lang, die übrigen aus Wasielewski.)

Für die Tatsache der Autoinfektion genügt als Erklärung wohl die oben angeführte multiplikative Vermehrungsform; frühere Behauptungen, daß sich die Sporen in der Harnblase selbst öffnen und ihre Amöboidkeime entlassen können, sind wohl als widerlegt zu betrachten.

Hierher gehören ferner: Myxidium inflatum Auerb., M. bergense Auerb., letztere Form, aus der Gallenblase von Gadus virens, wurde auf ihre Entwicklungsgeschichte genauer untersucht.

## Gattung: **Sphaerospora** Thél.

### **Sphaerospora divergens** Thélohan.

1895 Thélohan, in: Bull. sci. France. Belgique. Vol. 26. 1895. p. 339.

Diese ziemlich regelmäßig gestaltete Art erreicht in scheiben- oder kugelförmigen Gebilden einen Durchmesser von 60—65 μ auf 20—55 μ. Das Ektoplasma ist scharf von dem Entoplasma geschieden; es ist sehr durchsichtig und bildet unter trägen Bewegungen breitelappenförmige Pseudopodien (Fig. 1056).

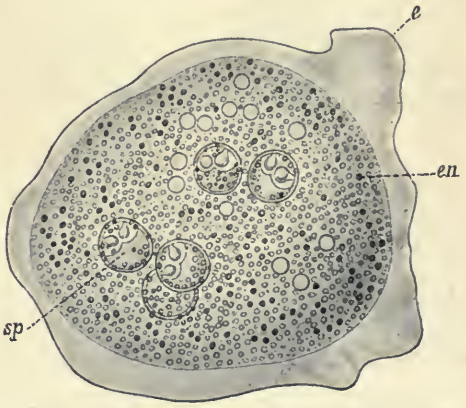



Fig. 1056. Sphaerospora divergens. *e* Ektoplasma. *en* Entoplasma. *sp* Sporen.

Das Entoplasma ist granuliert, mit Fetttröpfchen und gelben Körnchen erfüllt. Es sind in der Regel nur einige Sporen vorhanden, welche kugelig sind und einen Durchmesser von 10 μ besitzen. Die Sporenschale ist ganz fein gestreift. Die Polkapseln sind in der Nahtebene gelegen und divergieren mit ihren Enden im stumpfen Winkel (Fig. 1056).

Die ziemlich seltene und harmlose Art kommt in den Nierenkanälchen von Blennius pholis L. und Crenilabrus melops (L.) vor.

Multiplikative Fortpflanzung, Geschlechtsvorgänge und Infektionsmodus sind noch unbekannt.

Hierher gehört auch die Gattung Sphaeromyxa Thélohan (wahrscheinlich synonym mit Cystodiscus Lutz), welche viele interessante Arten enthält, z. B. die von Schröter genauer untersuchte Sphaeromyxa Sabrazesi Laveran und Mesnil aus der Gallenblase des Seepferdchens (Fig. 1057, vgl. S. 1004); ferner: Zschokkella Auerb. mit eigentümlich hutförmigen Sporen.

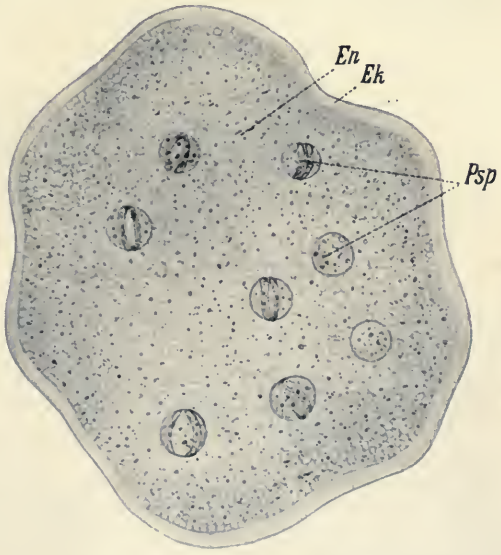



Fig. 1057. Sphaeromyxa Sabrazesi, vielkerniges Myxosporidium mit zahlreichen Sporen im Plasma. *Ek* Ektoplasma. *En* Entoplasma. *Psp* Pansporoblasten. (Orig. nach dem lebenden Objekt.)

## 2. Familie: **Chloromyxidae** Thél.

In der einzigen Gattung dieser Familie vereinigt man die Myxosporidien mit vier Polkapseln in der Spore. Im Myxosporidium selbst finden wir die Charaktere der Myxidiiden wieder, auch dieselben Sporenformen kehren wieder, nur daß eine Parallelreihe mit je vier Polkapseln zu jenen Formen mit je zwei Polkapseln vorliegt. Alle Typen sind zwar noch nicht gefunden worden, es ist aber zu vermuten, daß sie sich noch entdecken lassen werden. Die Einteilung ist aber noch nicht den natürlichen Grundlagen entsprechend.

Ein Pansporoblast, in welchem ebenfalls je zwei Sporen gebildet werden, enthält also bis zu 18 Kernen, von denen wieder zwei zu Restkernen werden, 16 zur Bildung der beiden Sporen dienen.

### Gattung: **Chloromyxum** Ming.

Die Arten der Gattung Chloromyxum finden sich in Fischen, Amphibien und Insekten.

Wir erwähnen C. mucronatum Gurley und C. dubium Auerb. aus Lota vulgaris Cuv., C. truttae Léger aus Trutta trutta L., C. cristatum Léger aus Tinca vulgaris Cuvier, C. protei Joseph aus dem Grottenolm Proteus anguineus. Bei der letzteren Art sind intracelluläre Jugendstadien von Joseph angegeben worden.

#### **Chloromyxum Leydigi** Mingazzini.

1890 Mingazzini, in: Boll. Soc. Napoli. Vol. 4. p. 160.
1898 Doflein, in: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. 11. p. 310.
1899 Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 95. (Literatur.)

Der Körper des erwachsenen Tieres stellt lappige, unregelmäßige Massen dar; die Pseudopodien sind sehr dünn, oft verästelt und in

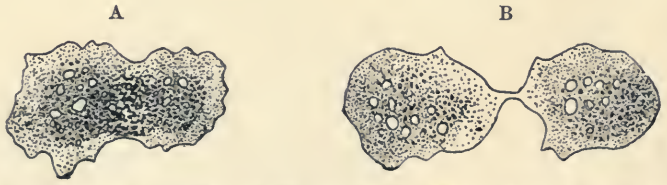



Fig. 1058 A und B. Zwei Stadien der multiplikativen Teilung von Chloromyxum Leydigi. (Nach Doflein und Lühe.)

Büscheln vereinigt. Das Entoplasma ist mit gelben Granulationen erfüllt (Fig. 1058 A).

Doflein hat bei jungen Individuen multiplikative Fortpflanzung durch einfache plasmotomische Teilung beobachtet (Fig. 1058).

Die erwachsenen Tiere sind vielkernig und bilden zahlreiche Pansporoblasten (Fig. 1059).

Die Sporenschalen sind in der Nahtebene zu einer Leiste verbreitert, welche nach vorn einen knopfartigen und nach hinten einen vierseitigen Fortsatz bildet; an dem hinteren entspringen eine Anzahl Fäden (Fig. 1060 A u. B). Jede der ovalen Schalenhälften ist parallel zum Hinterrand gerippt; die Rippen stehen leistenförmig vor (Fig. 1060 B). Am verschmälerten Ende der Spore finden sich die vier Polkapseln. Die Länge der Sporen beträgt etwa 8 μ.

Das Myxosporid parasitiert in der Gallenblase einer ganzen Reihe von Selachiern und hat eine sehr weite Verbreitung. Es ist ein harmloser Parasit.

Geschlechtliche Vorgänge und Infektionsmodus sind noch nicht bekannt.

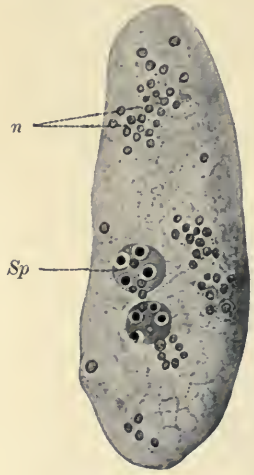



Fig. 1059.

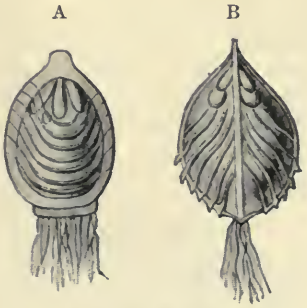



Fig. 1060 A und B.

Fig. 1059. Chloromyxum Leydigi. Kernverhältnisse nach einem gefärbten Präparat. *n* Kerne, *Sp* Sporen. (Nach Doflein.)

Fig. 1060 A und B. Chloromyxum Leydigi. Spore. A von der Seite, B von oben. (Nach Thélohan.)

## 3. Familie: **Myxobolidae** Thél.

Die wenigen Gattungen dieser Familie sind meist sehr artenreich und enthalten zum größten Teil Gewebeparasiten. Eine ganze Reihe von ihnen sind pathogen, und von zahlreichen anderen ist es möglich, daß sie es unter bestimmten Umständen werden können.

Sie werden entweder als freie Protoplasmamassen in den Nierenkanälchen oder auch im Gewebe des Wirts gefunden, im letzteren Fall entweder als große vereinzelte Körper oder in der Form der diffusen Infiltration, indem das ganze Gewebe von zahlreichen kleinen Individuen durchsetzt ist. Außerdem aber werden sie häufig in Form größerer oder kleinerer Cysten beobachtet, d. h. Individuen, welche vom Wirtsgewebe mit einer vielzelligen Cyste umschlossen worden sind. Diese Cysten scheinen aus einem diffus infiltrierten Bezirk hervorzugehen, aber auch durch Wachstum eines einzelnen Individuums entstehen zu können.

Fig. 1061 a—e. Amöboidkeim von Myxobolus ellipsoides mit Vakuole, aus der Spore ausgekrochen und sich bewegend. Fünf verschiedene Bewegungsmomente. (Nach Balbiani aus Wasielewski.)

Ich werde im nachfolgenden die Arten so auswählen, daß die verschiedenen Formen des Parasitismus an ihnen erläutert werden können.

Es ist für die Myxoboliden, vielleicht auch für viele andere Cnidosporidien charakteristisch, daß dieselbe Art in ganz verschiedener Weise parasitieren kann; gerade bei den gefährlichen Krankheitserregern läßt sich diese Eigenschaft nachweisen. Es ist dies eine

Folge davon, daß die Tiere in jeder Größe zur Sporulation fähig sind. Dieselbe Art kann z. B. in den Muskeln sehr große Cysten bilden, während sie in Niere, Milz, Leber in zahlreichen kleinen Individuen, welche vielleicht nur 2—4 Sporen erzeugen, das Gewebe durchsetzt.

Die Sporen der Myxoboliden sind in der Nahtebene abgeplattet, am Vorderende befinden sich die zwei birnförmigen Polkapseln; der Amöboidkeim enthält außer den beiden Kernen eine Vakuole, welche mit einer paraglykogenartigen Substanz erfüllt ist; sie färbt sich mit Jod weinrot und ist offenbar ein Reservematerial für den ausgeschlüpften Amöboidkeim (die jodophile Vakuole). Sie läßt sich nach dessen Ausschlüpfen im Darmsaft des Wirts in seinem Inneren noch eine Zeitlang sehr genau erkennen (Fig. 1061).

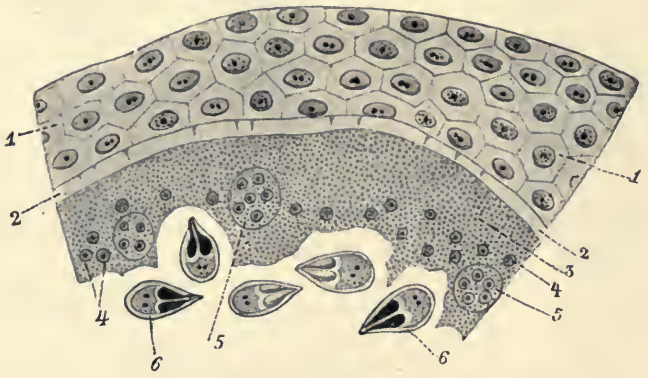



Fig. 1062. Myxosoma Dujardini, eine Myxidiide (?), welche auf den Kiemen der Fische Scardinius erythrophthalmus und Leuciscus rutilus Tumoren bildet. Peripheres Stück einer Cyste, welche unmittelbar an die Kiemenepidermis stößt. *1* Kiemenepidermis. *2* Ektoplasma. *3* Entoplasma. *4* Kerne. *5* Pansporoblasten. *6* Sporen des Parasiten. (Nach Thélohan aus Lang.)

Während eine Gattung ohne jodophile Vakuole im Amöboidkeim vorläufig hier eingefügt wird (vgl. Lentospora M. Plehn), werden unter den typischen Myxoboliden mit jodophiler Vakuole nach der Gestalt der Sporen einige sehr nahe untereinander verwandte Gattungen unterschieden:

1. Sporen mehr oder weniger oval, abgeplattet, mit 1—2 Polkapseln, ohne Anhänge . . . . . 1. Gattung: **Myxobolus** Bütschli.
   Sporen mit Anhängen . . . . . 2.
2. Sporen abgeplattet, glatt, mit einem medianen Schwanzanhang: 2. Gattung: **Henneguya** Thélohan.
   Sporen pyramidal, mit zwei Schwanzanhängen, längsgestreift: 3. Gattung: **Hoferellus** Berg.

### 1. Gattung: **Myxobolus** Bütschli.

Diese sehr artenreiche Gattung ist besonders in Fischen des Süßwassers weit verbreitet. Während die meisten Arten mehr oder weniger harmlose Gewebeparasiten sind, haben sich einige in den Gewässern der Kulturländer zu gefährlichen Krankheitserregern entwickelt; dabei hat jedenfalls die zunehmende Verunreinigung der Gewässer eine bedeutende Rolle gespielt, indem die Virulenz der Arten in den geschwächten Wirten allmählich zunahm.

Die gefährlichsten Arten kommen in vielen Organsystemen vor, und zwar im Zustand der diffusen Infiltration und als Cysten. Fig. 1063 gibt ein Bild der diffusen Infiltration. Wir sehen in der Schwimmblasenwand der Schleie zahlreiche kleine Individuen von Myxobolus ellipsoides, ohne daß zunächst das Gewebe eine Reaktion zeigt (vgl. auch Fig. 1074). Die Infektion kann harmlos verlaufen, man findet dann nach einer gewissen Zeit das Gewebe in den Lücken zwischen den Zellen von zahlreichen Sporen des Parasiten durchsetzt. Diese sind frei, man findet im ganzen Gewebe keine Myxosporidienkörper mehr, nur hie und da Reste von solchen und von Zellen des Wirts, welche infolge der Anwesenheit der Parasiten degeneriert sind.

In anderen Fällen aber wandelt sich die diffuse Infiltration in eine Cyste um, indem das Wirtsgewebe im Zentrum des Infektionsherdes vollkommen schwindet, die Myxosporidien zusammengedrängt und von außen her durch eine bindegewebige Cyste umhüllt werden, welche der Wirt hervorbringt. Solche Cysten findet man fast nur von Sporen und Degenerationsprodukten erfüllt; die bindegewebige Hülle ist oft sehr kompliziert gebaut, indem sie mehrere kleine Cysten und nachträgliche Vorstöße der Infektion miteinschließt.

Fig. 1063.

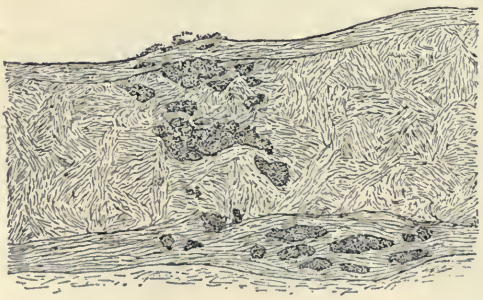


Fig. 1064.

Fig. 1063. Schnitt durch die Schwimmblasenwand von einer Schleie mit diffuser Infiltration des Bindegewebes durch Myxobolus ellipsoides. (Nach Thélohan aus Wasielewski.)

Fig. 1064. Schnitt durch eine sehr stark mit Myxobolus minutus Cohn infizierte Kieme vom Barsch. (Nach Lühe.)

Nicht selten kommen auch Mischinfektionen vor, wobei man dann die Sporen verschiedener Arten in einer Cyste oder sonstwie in enger Nachbarschaft finden kann.

Ebenso häufig, besonders in den Kiemen der Fische, finden sich Cysten, welche nur von einem Individuum gebildet werden; man findet solche oft in großer Zahl auf engem Raume, wobei große und kleine nebeneinander liegen (Fig. 1064). Auch bei diesen ist der auffälligste Teil der Cyste vom Wirt gebildet; bei manchen Arten ver-

härtet zwar die äußerste Schicht des Ektoplasmas in eigenartiger Weise, wobei eine merkwürdige radiäre Strichelung entsteht, aber eine eigentliche Cystenhülle wird nicht gebildet.

Diejenigen Myxobolen, welche den Tod der von ihnen befallenen Wirte herbeiführen, vermögen dies zum Teil durch ihre eigene Wirkung, indem die Größe der gebildeten Tumoren, oder die durch sie herbeigeführten Funktionsstörungen in Organen genügen, um das Tier zu töten; zum Teil aber werden die von den Myxosporidien geschwächten Tiere durch andere Ursachen, z. B. Bakterieninfektionen, vollends getötet.

### 1. Myxobolus Pfeifferi Thélohan.

1895 Thélohan, in: Bull. sci. France. Belgique. Vol. 26. p. 350.
1898 Doflein, in: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. 11. p. 339.
1899 Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 99.
1908 Keysselitz, Die Entwicklung von Myxobolus Pfeifferi. I. Teil. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 11. p. 252. II. Teil. Ibid. p. 276. (Das. neuere Literatur.)

Diese Art tritt in verschiedenen Formen auf. Gewöhnlich wird sie als harmloser Parasit in der Niere gefunden, wo sie eine meist beschränkte diffuse Infiltration hervorruft. Sie findet sich daselbst in kleinen Individuen im Nierenparenchym.

Fig. 1065. Spore von Myxobolus Pfeifferi. (Nach Thélohan.)

Die kleinen Sporen sind eiförmig; der Nahtrand zeigt einige leichte Falten (Fig. 1065). Zwischen den beiden Polkapseln befindet sich ein kleiner dreieckiger Körper.

Die Spore mißt 12 : 10 μ. Die Polkapseln sind 5—6 μ lang; der in ihnen in 7—8 Windungen aufgewickelte Polfaden mißt, ausgeschnellt, etwa 34 μ. Geschlechtliche Vorgänge, multiplikative Fortpflanzung und Infektionsmodus sind noch unbekannt. Die Art schmarotzt in der Barbe (Barbus barbus [L.]) und ist mit ihr in den Stromsystemen von Mitteleuropa überall verbreitet. Sie bietet ein besonderes Interesse als Erzeugerin der

**Barbenseuche.**

(Vgl. hierzu auch Hofer, Handbuch der Fischkrankheiten. München 1904.)

Myxobolus Pfeifferi, welcher, sonst ebenso harmlos, wie zahlreiche seiner Verwandten, in den meisten Flüssen die Nieren seines Wirts bewohnt, hat in einigen der stark verunreinigten Flüsse des westlichen Mitteleuropa eine besondere Virulenz erworben. In der Seine, Marne, in Maas, Rhein, Mosel und einigen anderen Nebenflüssen des Rheines ist er als sehr gefährlicher Krankheitserreger bei den Barben aufgetreten, hat Hunderttausende dieser geschätzten Nutzfische getötet und ihren Bestand dezimiert, an manchen Stellen nahezu ausgerottet.

Der Parasit kommt in fast allen Organen des Wirts vor: im Bindegewebe des Darmes, in der Niere, der Milz, der Leber, dem Ovarium, hat aber seinen primären Sitz in der Muskulatur der Barben. Die Infektion der Muskeln ist ganz besonders bezeichnend für das Bild der Krankheit. In der Muskulatur entstehen nämlich sehr große

Geschwulstbildungen, welche über die Oberfläche des Tieres emportreten und es vollkommen deformieren können (Fig. 1066 u. 1067). Diese Tumoren können die Größe eines Hühnereies erreichen und übertreffen. In der Regel ist aber der Durchmesser der Tumoren zwischen $^1/_2$ und 2 cm.

Durch die Infektion werden die Barben matt, sie taumeln im Wasser und suchen die Oberfläche auf.

Fig. 1066. Barbe mit Myxosporidienbeulen. (Nach Doflein.)

Meist treten in den Tumoren Bakterien auf; die oberflächlich liegenden durchbrechen oft die Haut, dabei fließt ihr Inhalt, Degenerationsprodukte und Sporen, aus, und es entstehen große kraterförmige Geschwüre.

Fig. 1067. Schnitt durch den Körper einer beulenkranken Barbe, um die Verdrängung der Muskelsubstanz durch die riesigen Parasitencysten zu zeigen. (Nach Keysselitz.)

Die Geschwulstbildung geht von der Infektion einzelner Muskelzellen aus. Inmitten der Muskelzelle wächst ein Myxosporid heran, und es ist bemerkenswert, daß es zwischen den Muskelfibrillen liegen kann, ohne daß die Zelle degeneriert oder daß irgendeine entzündliche Reaktion aufträte. Ja, es kann ein Individuum sogar vollkommen zu Sporen geworden sein, ohne daß an diesem Zustand sich etwas geändert hätte.

Gewöhnlich aber wächst das Myxosporid bis an den Rand der Muskelzelle und erregt dann eine lebhafte Reaktion des umgebenden Gewebes. Dasselbe kann der Fall sein, wenn es von vornherein in einer Intercellularlücke zu wachsen begann. Dann wird es in kurzer Zeit von einer bindegewebigen Cyste eingeschlossen, welche im Muskelgewebe in ähnlicher Weise entsteht, wie eine Trichinenkapsel (Fig. 1068).

Die Dicke der Cyste kann eine sehr verschiedene sein und hängt nicht von dem Durchmesser des Myxosporids ab. Man findet oft ganz kleine Individuen von Cysten eingeschlossen, deren Dicke ihren eigenen Durchmesser übertrifft; umgekehrt haben große Myxosporidien oft sehr dünne Cysten. Es hängt dies offenbar von dem Zustand des Wirts ab.

Fig. 1068. Myxobolus Pfeifferi. Cyste zwischen Muskelzellen der Barbe gelegen; aus einem im Frühjahr gefangenen Tier. (Nach Doflein.)

In mittleren Stadien der Infektion sieht man oft einen großen Teil der Geschwulst von Degenerationsprodukten erfüllt (Fig. 1069). Vielfach werden die umgebenden Muskeln zur Wucherung veranlaßt und ebenfalls infiziert. Es entstehen dann zusammengesetzte Geschwülste, wie sie Fig. 1070 veranschaulicht.

In den ganz großen Geschwülsten findet man in der Regel nichts mehr von dem Körper der Myxosporidien, sondern alles nur noch mit Sporen erfüllt, welche zu Millionen die Stelle des zerstörten Muskelgewebes einnehmen (Fig. 1068).

Nach meinen Beobachtungen, welche mit den praktischen Erfahrungen übereinstimmen, ist im Sommer eine Wachstumsperiode der Parasiten, im Winter dagegen ist diese unterbrochen. Am Ende des Winters findet man meist nur noch Sporen, welche von sehr starken Cysten umhüllt sind, in den Geweben. Im Sommer dagegen findet ein sehr lebhaftes Wachstum statt; es ist dies die Zeit, in welcher die Fische durch Sauerstoffmangel im Wasser leiden und geschwächt sind.

Aeußerlich sind die erkrankten Tiere, auch wenn die Beulen noch nicht hervortreten, durch Abnahme des Glanzes zu erkennen. Später sind die Anschwellungen mißfarbig; wenn die nußgroßen, kraterförmigen Geschwüre sich gebildet haben, sind sie meist mit einer im Zentrum schwarzen Eiterjauche erfüllt. Diese Veränderung ist durch eine häufig erfolgende sekundäre Infektion der Beulen durch Bakterien verursacht. Da die Muskulatur bei der Krankheit sehr zerstört wird, erscheinen die kranken Barben besonders im Schwanzteil stark abgemagert.

Da die Sporen, welche beim Verfaulen der im Wasser abgestorbenen Fische zu Millionen ins Freie geraten, die Krankheit immer weiter verbreiten müssen, so hat man als prophylaktische Maßregel vor allem das Herausfangen und die Vernichtung (Vergrabung oder Verbrennung) der erkrankten Barben angeraten, auch wenn sie nur einige kleine Tumoren zeigen. Man vergleiche auch die Angaben von Keysselitz in der oben zitierten Arbeit (1908). Dieser Autor fand in den Barben in bestimmten Organsystemen noch 3 Species von Myxobolen (M. squamae Keyss., M. cordis Keyss., M. musculi Keyss.), welche aber nicht pathogen sind.

Fig. 1069.

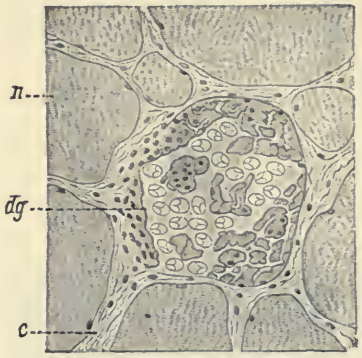



Fig. 1070.

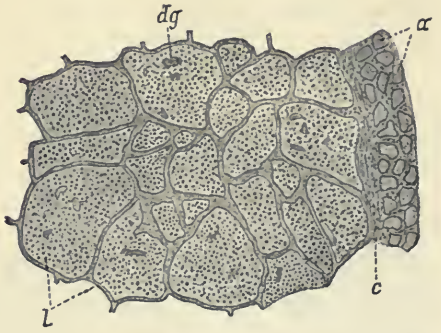



Fig. 1069. Infektion der Muskelfasern der Barbe durch Myxobolus Pfeifferi. (Querschnitt.) *n* gesunde Muskelfaser. *dg* infizierte Muskelfaser. *c* Bindegewebe. (Nach Thélohan aus Wasielewski.)

Fig. 1070. Schnitt durch eine Muskelgeschwulst der Barbe, verursacht durch Myxobolus Pfeifferi. *a* gesunde Muskelfasern am Rande der Geschwulst. *l* Lücken, in denen die Sporen von M. Pfeifferi und Trümmer der Muskeln *(dg)* die Stelle der letzteren einnehmen. *c* hypertrophisches interfibrilläres Bindegewebe. (Aus Wasielewski nach Thélohan.)

### 2. Myxobolus Lintoni Gurley.

1893 Gurley, in: Bull. U. S. Fish. Comm. Vol. 11. p. 414.
1899 Labbé, in: Tierreich Lief. 5. Sporozoa. (Daselbst Literatur.)

Diese Art kommt in Cysten (?) von $2^1/_2$—4 und selbst 10 mm Durchmesser vor. Die Cysten (?) sind unregelmäßig gestaltet, pilzartig verzweigt. Der eigentliche Körper des Myxosporids ist noch nicht beobachtet worden, bisher nur jene verzweigten Gebilde, welche mit Sporen und Degenerationsprodukten erfüllt waren.

Die Sporen sind bikonvex, linsenförmig, ihr Umriß breit-elliptisch. Sie messen 13,9 μ in der Länge, in der Breite 11 μ, in der Dicke 8 μ (Fig. 1072).

Der Nahtrand der Spore ist breit.

Die Art verursacht Hauttumoren bei Cyprinodon variegatus Lacép. (Fig. 1071.) Sie wurde an der Ostküste von Nordamerika (Massachusetts) gefunden.

Im Unterhautbindegewebe richtet sie Zerstörungen an; man findet die Sporen mit unregelmäßig gestalteten Kalkpartikeln zusammen

(Fig. 1072), welche wohl als Degenerationsprodukte aufgefaßt werden müssen. Die Haut über den Tumoren ist oft gerissen und die Schuppen gesträubt.

Fig. 1071.

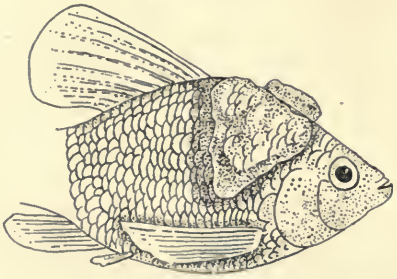


Fig. 1072.

Fig. 1071. Cyprinodon variegatus mit Hauttumoren, verursacht durch Myxobolus Lintoni. (Nach Gurley.)

Fig. 1072. Sporen und Kalkkonkremente aus den Tumoren von Myxobolus Lintoni. (Nach Gurley.)

### 3. Myxobolus cyprini Doflein u. Hofer.

1898 Doflein, in: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. 11. p. 288.
1904 Hofer, in: Handbuch der Fischkrankheiten. p. 61.

Die Art wurde bisher nur im Zustand der diffusen Infiltration, also in kleinen Individuen, gefunden.

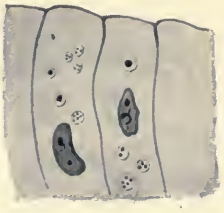


Fig. 1073.

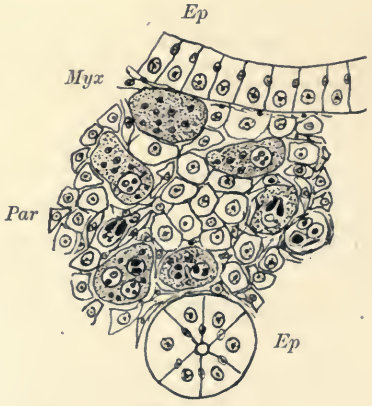



Fig. 1074.

Fig. 1075.

Fig. 1073. Myxobolus cyprini. Infektion von Nierenepithelzellen durch junge Stadien. (Nach Doflein.)

Fig. 1074. Diffuse Infiltration des Nierenparenchyms des Karpfens durch Myxobolus cyprini. *Ep* Epithel eines Nierenkanälchens. *Par* Nierenparenchym. *Myx* Myxobolus.

Fig. 1075. Spore von Myxobolus cyprini, nach einem gefärbtem Präparat. (Nach Doflein.)

Als jüngste Stadien deutet Doflein gewisse kleine ein- und mehrkernige Formen, welche sich in den Nierenepithelzellen des Karpfens finden (Fig. 1073). Diese vermehren sich wahrscheinlich

auf multiple Weise, nachdem sich ihr Kern durch multiple Amitose geteilt hat. Diese jungen Tiere vermitteln vermutlich die Neuinfektion von Zellen, in denen sie heranwachsen. Später fallen sie aus den Zellen heraus und finden sich im Nierenparenchym diffus zerstreut (s. Fig. 1074), sie müssen auch im Epithel vorkommen oder dieses durchbrechen; denn man findet sie nicht selten massenhaft im Kot der erkrankten Tiere.

Die Sporen besitzen in der Nahtebene einen ziemlich breiten Rand (Fig. 1075). Sie messen in der Länge 10—16 μ und in der Breite 8—9 μ.

Geschlechtliche Vorgänge und die feineren Vorgänge bei der Infektion sind noch unbekannt. Dagegen ist nachgewiesen, daß die Infektion durch Verschlucken der Sporen auf die Karpfen übertragen wird.

Myxobolus cyprini schmarotzt in der Niere von Karpfen und wurde daselbst in den Karpfen der Zuchtteiche von Deutschland, Oesterreich, der Schweiz und Rußlands nachgewiesen.

Da die Art häufig bei pockenkranken Karpfen vorkommt, so wurde ihr eine Rolle beim Zustandekommen dieser Krankheit zugeschrieben.

Fig. 1076. Pockenkranker Karpfen. (Nach Doflein.)

**Pockenkrankheit der Karpfen.**

Als Symptom dieser Krankheit, welche die Karpfen entwertet und vielfach tötet, sind weiße, knorpelharte Verdickungen in der Epidermis besonders auffällig. Diese sind oft sehr zahlreich, ziemlich umfangreich und erinnern an Geschwülste (Fig. 1076). Auf Schnitten erkennt man, daß die Geschwülste ausschließlich aus Epithelzellen bestehen, dazwischen finden sich einige Leukocyten, und von der Cutis aus wachsen Blutgefäße in sie hinein (Fig. 1077).

In der ganzen Haut läßt sich keine Spur von einem Krankheitserreger nachweisen. Die Krankheit ist aber infektiös, Bakterien sind nicht aus den Geschwülsten oder anderen Organen zu züchten gewesen.

Dagegen fanden Hofer und Doflein in der Niere der erkrankten Karpfen stets Myxobolus cyprini, oft in so großer Menge,

daß der größte Teil des Nierengewebes durch die Parasiten und Degenerationsprodukte ersetzt war.

Da zudem bei der Infektion gesunder Karpfen mit Myxobolus cyprini auch die Pockenkrankheit übertragen wird, so hielten Hofer und Doflein das Myxosporid für den Erreger der Krankheit. Neuerdings hat dies Lühe auf Grund vorwiegend pathologisch-anatomischer Erwägungen bezweifelt, und er neigt der Annahme zu, „daß die Myxosporidienkrankheit des Karpfens eine Prädisposition zur Pockenerkrankung bedingt.

Hofer und Doflein erklären sich die Wirkung der Nierenerkrankung auf die Haut folgendermaßen: Da das exkretorische

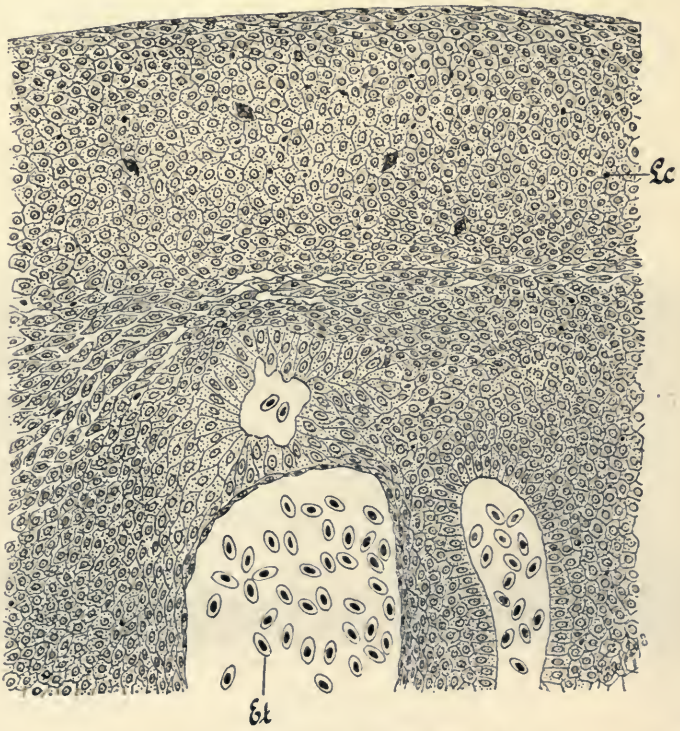



Fig. 1077. Schnitt durch eine Hautgeschwulst des Karpfens. *Lc* Leukocyten. *Et* Erythrocyten. (Nach Doflein.)

Gewebe der Niere durch die Infektion zum größten Teile zerstört wird, so mögen sich in der Haut Stoffe ansammeln, welche sonst durch die Niere ausgeschieden werden. Die gesteigerte exkretorische Tätigkeit der Haut wirkt als Reiz auf die Zellen und führt somit jene seltsamen Epithelwucherungen herbei. Nach Angaben von M. Plehn finden sich in manchen Fällen bei pockenkranken Karpfen nur wenige oder gar keine Exemplare von M. cyprini. Dieser von anderen Autoren bestätigte Befund veranlaßt alle neueren Untersucher zu der Annahme, daß das gleichzeitige Vorkommen von Pockenkrankheit und Myxobolen in den von Hofer und Doflein untersuchten Fällen auf eine Mischinfektion zurückzuführen sei. Einige Autoren

glauben, „Chlamydozoen“ als Erreger der Karpfenpocken bezeichnen zu dürfen.

Viele Einzelheiten der Krankheit sind noch nicht erforscht und bieten der Untersuchung ein dankbares Feld. Es gilt dies besonders für die „gelben Körper“, welche in den inneren Organen bei der Infektion massenhaft auftreten, und welche wahrscheinlich Degenerationsprodukte von Zellen des Wirts darstellen. Nicht selten finden sich in diesen „gelben Körpern“ Sporen von Myxobolus cyprini eingeschlossen. Uebrigens kommen entsprechende Bildungen bei anderen Myxosporidieninfektionen vor, z. B. bei der Barbenseuche.

Einsetzen der Karpfen in frisches fließendes Wasser bessert ihren Zustand und führt oft Heilung herbei, indem es den Körper des Fisches in den Stand setzt, die Infektion energischer zu bekämpfen.

Von Wichtigkeit ist ferner Myxobolus neurobius Schuberg und Schröder, welcher in den Nerven und im Rückenmark der Bach-

Fig. 1078. Cyste von Myxobolus neurobius Sch. u. Schr. in einer Nervenfaser. (Nach Schuberg und Schröder).

forelle und Aesche als gefährlicher Krankheitserreger auftritt. Die Sporen dieser Art sind eiförmig und messen 10—12 μ zu 8 μ. Die

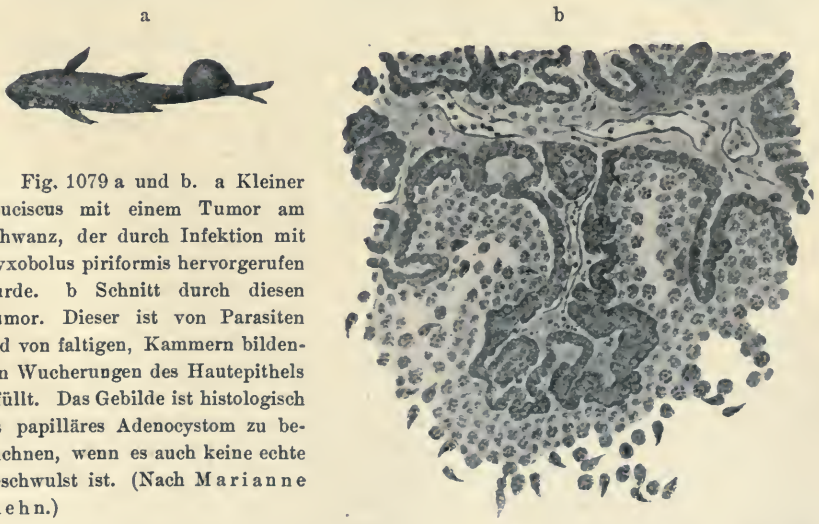



Fig. 1079 a und b. a Kleiner Leuciscus mit einem Tumor am Schwanz, der durch Infektion mit Myxobolus piriformis hervorgerufen wurde. b Schnitt durch diesen Tumor. Dieser ist von Parasiten und von faltigen, Kammern bildenden Wucherungen des Hautepithels erfüllt. Das Gebilde ist histologisch als papilläres Adenocystom zu bezeichnen, wenn es auch keine echte Geschwulst ist. (Nach Marianne Plehn.)

Polkapseln haben eine Länge von 6—7 μ. Die Cysten der Art finden sich oft in großer Zahl und liegen in den Nervenfasern zwischen der Schwannschen und der Markscheide (Fig 1078).

Außer den genannten beherbergt die Gattung Myxobolus noch eine große Zahl interessanter Formen. Ich erwähne nur M. Mülleri Bütschli, M. aeglefini Auerbach aus den Kopf-, besonders den Skleralknorpeln von Gadusarten (G. aeglefinus, morrhua, Esmarkii [?] und merlangus) und Molva vulgaris.

Einige Formen mit nur einer Polkapsel in der Spore werden ebenfalls hierher gerechnet: M. piriformis Thél. bei Tinca vulgaris und Cobitis fossilis, M. Fuhrmanni Auerbach aus Leuciscus rutilus L. und M. unicapsulatus Gurley. M. piriformis erzeugt nach M. Plehn bei Leuciscusarten riesige Geschwülste, welche den Charakter von papillären Adenokystomen besitzen (Fig. 1079).

## 2. Gattung: **Lentospora** M. Plehn.

1904 Plehn, Marianne, Ueber die Drehkrankheit der Salmoniden. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 5. p. 145.

Diese Gattung, bisher durch eine Art vertreten, stimmt in allen Merkmalen mit Myxobolus überein, mit Ausnahme des Umstandes, daß stets die jodophile Vakuole fehlt. Wir fügen sie auf Grund ihrer allgemeinen Erscheinung und ihres Parasitismus hier ein, obwohl sie infolge des Fehlens der Vakuole den Myxidiiden einzureihen wäre.

Fig. 1080. Lentospora cerebralis (Hofer). Kleines Individuum mit 2 Sporen. Nach M. Plehn.)

Lentospora cerebralis (Hofer) besitzt linsenförmige Sporen (Fig. 1080) von fast kreisrundem Umriß, deren Durchmesser meist 7—9 μ beträgt; ein deutlicher flacher Rand ist vorhanden. Sie ist das erste Myxosporid, bei welchem Parasitismus im Skelett des Wirts bekannt wurde (vgl. oben Myxobolus aeglefini Auerb.). Und zwar befällt die Art den Knorpel und das Perichondrium, der Knochen wird nicht angegriffen; das hat zur Folge, daß sie als Krankheitserreger besonders bei jungen Fischen mit vorwiegend knorpligem Skelett auftritt. Vor allem werden Kopf-, Schwanz- und Flossenskelett infiziert, an welchen Teilen oft erhebliche Entstellungen verursacht werden. Da am Kopf oft das Gehörorgan und vor allem die halbzirkelförmigen Kanäle befallen werden, so sind die eigentümlich drehenden und taumelnden Bewegungen erklärlich, welche die Infektion bei den Jungfischen begleiten.

Im Gewebe führt die Infektion mit Lentospora cerebralis typische Granulosebildung herbei (Fig. 1081).

Der Parasit ist der Erreger einer sehr gefährlichen Epidemie der verschiedensten gezüchteten Salmonidenarten, welcher in den Züchtereien großen Schaden anrichtet. Für Jungfische ist er viel gefährlicher als für alte Fische mit größtenteils verknöchertem Skelett.

Außerdem wurde er von M. Plehn auch in allen möglichen Gadiden aus den nördlichen Meeren (G. morrhua, G. virens, G. aeglefinus) nachgewiesen, in denen er am knorpelreichen Skelett auch im Alter noch gute Existenzbedingungen findet, ohne scheinbar allzu großen Schaden anzurichten. Durch Fütterung mit solchen Schellfischen wird der Schädling offenbar in die Fischzuchtanstalten des Binnenlandes eingeschleppt.

### 3. Gattung: **Henneguya** Thélohan.

Diese mit Myxobolus sehr nahe verwandte Gattung ist jener auch in der Lebensweise und der Form des Parasitismus sehr ähnlich.

Auch die Spore ist im allgemeinen ganz nach dem Typus der Myxobolusspore gebaut, nur mit dem Unterschied, daß sich die beiden Schalenhälften in einen langen Fortsatz verlängern, welcher nach hinten wie ein Stiel über den Schalenrand vorragt.

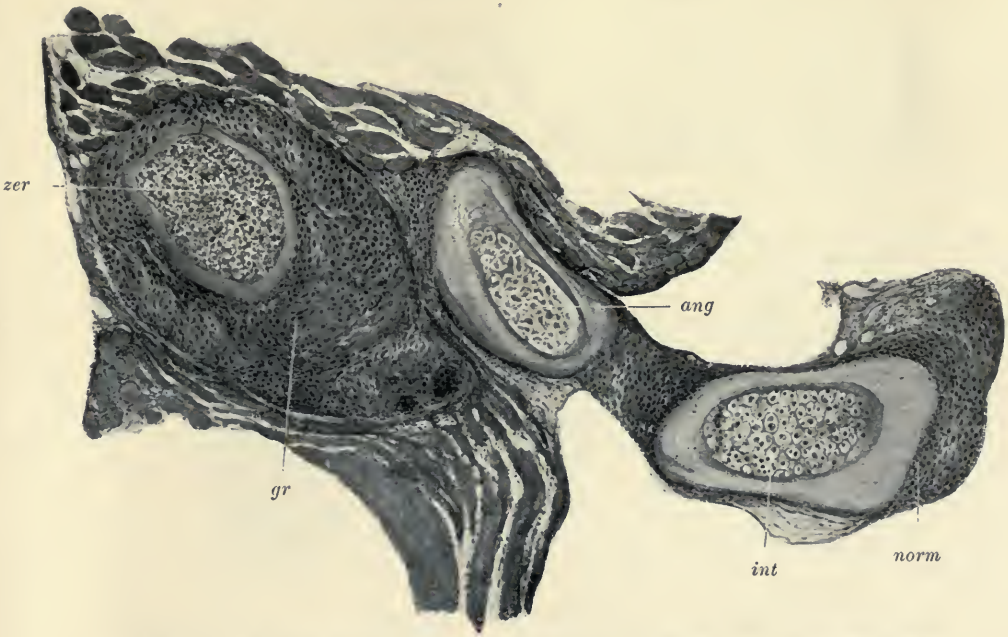



Fig. 1081. Schnitt durch 3 verknöcherte Knorpel der Wurzel der Vorderflosse eines jungen Salmoniden, infiziert durch Lentospora. *zer* zerstörter Knorpel. *ang* angegriffener Knorpel. *int* intakter Knorpel. *norm* normales Periost. *gr* granulierendes Periost. (Nach M. Plehn.)

#### 1. **Henneguya psorospermica** Thélohan.

1892 Thélohan, in: Bull. Soc. philom. Sér. 8. Vol. 4. p. 667.
1896 Cohn, L., Ueber die Myxosporidien von Esox lucius und Perca fluviatilis. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Vol. 9. p. 227.
1899 Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 101. (Daselbst Literatur.)

Die Sporen sind im vorderen Teil sehr langgestreckt elliptisch, ebenso die Polkapseln. Der Schwanzanhang hat etwa dieselbe Länge wie der Sporenkörper (Fig. 1044 D).

Die Spore mißt 28—42 μ in der Länge und 5—20 μ in der Breite. Der Anhang ist 14—20 μ lang.

Man hat je nach dem Vorkommen der Art verschiedene (5) Varietäten unterschieden, welche in dem Ausmaß der Sporen und dem Bau der Cysten ein wenig voneinander abweichen.

H. psorospermica ist in verschiedenen Flußfischen gefunden worden, meist in Form von Cysten der Kiemen.

Die Varietät oviperda Cohn ist dadurch interessant, daß sie die Eizellen vom Hecht befällt, ausfrißt und in ihnen Sporen

bildet, ohne sich zu encystieren. Es dient dem Parasiten die Eihülle als schützende Kapsel.

Gewöhnlich wird die Form in den Kiemen von Perca fluviatilis und Esox lucius unter dem Epithel gefunden.

Multiplikative Fortpflanzung, geschlechtliche Vorgänge, Infektionsweise sind noch ganz unbekannt.

### 2. **Henneguya Zschokkei** Gurley.

1893 Myxobolus Zschokkei Gurley, in: Bull. U. S. Fish. Comm. Vol. 11. p. 416.
1899 Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 101. (Literatur.)
1893 M. Kolesnikovi Gurley, a. a. O. p. 417.
1899 Henneguya Kolesnikovi Labbé, a. a. O. p. 103. (Literatur.)
1899 H. spec. Claparède Labbé, a. a. O. p. 104. (Literatur.)
1898 Myxobolus bicaudatus Zschokke, in: Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Vol. 23. p. 602 ff. (Diagnose p. 634).

Die Art bildet sehr große rundliche oder ovale Cysten, welche bis 3 cm Durchmesser erreichen. Die Cysten sind von einer derben, vom Wirt ausgeschiedenen Hülle umgeben.

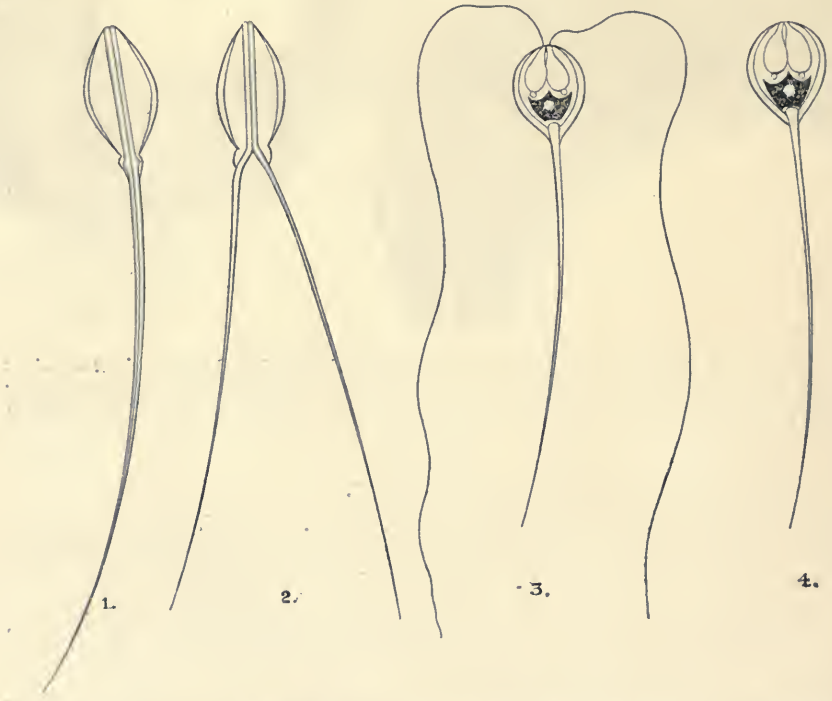



Fig. 1082 1.—4. Henneguya Zschokkei. Sporen. 1. und 2. von der Kante gesehen, 3. und 4. Flächenansicht, in 3. die Polfäden ausgestoßen. (Nach Zschokke.)

In der Cyste finden sich meistens sehr zahlreiche Sporen, welche vorn abgerundet und hinten zugespitzt sind und mit einem langen, von beiden Schalen zusammengesetzten Schwanzanhang versehen sind (Fig. 1082). Der Randwulst ist ziemlich breit. Der Körper ist 10 μ lang und 7 μ breit, der Schwanzanhang ist 40—50 μ lang. Bei ganz

breiten Sporen klaffen die beiden Hälften des Schwanzanhangs auseinander (Fig. 1082, 2).

Geschlechtliche Vorgänge, multiplikative Fortpflanzung und Infektionsweise sind unbekannt.

Die Art schmarotzt im Zwischengewebe der Muskulatur von Arten der Gattung Coregonus, wo sie große beulenartige Tumoren erzeugt (vgl. Myxobolus Pfeifferi). Sie ist in den Seen Rußlands und der Schweiz nicht selten.

### 3. **Henneguya acerinae** Schröder.

1900 Schröder, Olaw, Eine neue Myxosporidienart aus den Kiemen von Acerina cernua. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 7. p. 186.

Diese Art bildet sehr charakteristische Cysten auf den Kiemen des Kaulbarsches. Die Sporen haben eine Länge von 20—22 μ, Breite

Fig. 1083.

Fig. 1083. Kieme von Acerina cernua, infiziert mit Cysten der Henneguya acerinae. *Kl* Kiemenblätter. *Cy* Cysten. Vergr. 3. (Nach O. Schröder.)

Fig. 1084.

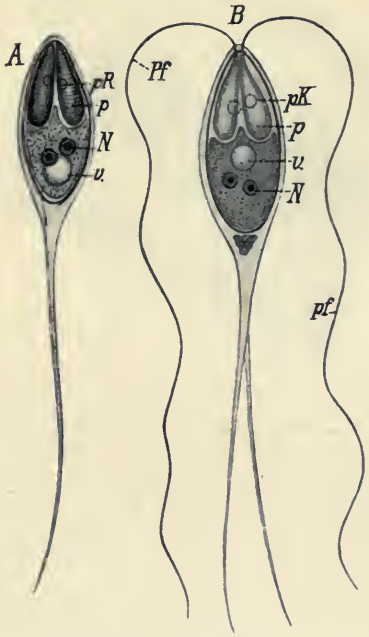



Fig. 1084. Sporen von Henneguya acerinae, von der Fläche gesehen. A vor, B nach dem Ausschnellen der Polfäden. *pK* Polkapseln. *p* deren Kerne. *Pf* Polfäden. *v* jodophile Vakuole. *N* Kerne des Amöboidkeims. (Nach O. Schröder).

von 8—9 μ und Dicke von 6—7 μ. Die Schwanzanhänge sind 50 bis 60 μ lang.

## 4. Gattung: **Hoferellus** Berg.

(Hoferia Doflein 1898, nec Bittner 1894.)

### **Hoferellus cyprini** Doflein.

1898 Hoferia cyprini Doflein, in: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. 11. p. 288.
1898 Hoferellus nov. nom. Berg, in: Communicat. Mus. Nac. Buenos Aires. p. 41.

Hoferellus dient uns als Beispiel einer frei in den Nierenkanälchen parasitierenden Art.

Das Myxosporid bildet rundliche bis eiförmige Plasmamassen, an denen Ekto- und Entoplasma nicht scharf voneinander abgegrenzt sind. Eigentliche Pseudopodienbildung wurde nicht beobachtet.

Im Entoplasma finden sich zahlreiche Granula und eine größere Anzahl von Kernen von dichtem Gefüge (Fig. 1085 *N'*).

Kleine Exemplare messen 20—30 μ im Durchmesser; größere Exemplare sind hauptsächlich in der Längsrichtung der Nierenkanälchen gewachsen.

Aehnlich wie bei Myxobolus findet man junge Individuen in den Zellen, hauptsächlich in den Nierenepithelzellen, doch auch in Parenchymzellen; diese scheinen sich ebenfalls multipel zu vermehren (siehe Fig. 1086).

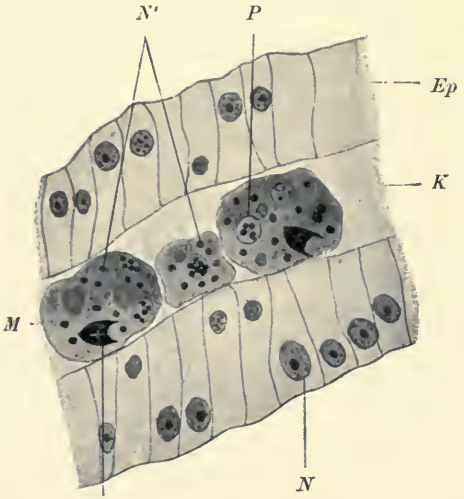



Fig. 1085.

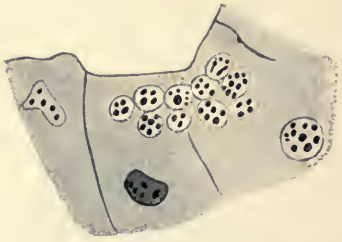


Fig. 1086.

Fig. 1087.

Fig. 1085. Hoferellus cyprini in einem Nierenkanälchen vom Karpfen. *Ep* Epithel des Nierenkanälchens. *K* Lumen desselben. *N* Kern einer Epithelzelle. *M* Myxosporid. *N'* dessen Kerne. *P* Pansporoblast. *Sp* Spore.

Fig. 1086. Hoferellus cyprini. Infektion von Nierenepithelien mit jungen Stadien. (Nach Doflein.)

Fig. 1087. Spore von Hoferellus cyprini. (Nach Doflein.)

Beim Heranwachsen fallen sie in die Nierenkanälchen, wo sie bald zu sporulieren beginnen. Die meisten in den Nierenkanälchen befindlichen Individuen zeigen Pansporoblasten und fertige Sporen (Fig. 1085).

Die Form der Spore ähnelt einer abgestumpften Pyramide; sie ist plump und gedrungen. Das Hinterende ist in zwei Zipfel ausgezogen, welche — wie bei Henneguya — von beiden Schalenhälften gebildet zu sein scheinen. Die Sporenschalen sind mit feinen Längsrillen versehen (Fig. 1087).

Die Sporen messen 10—12 μ in der Länge, 8 μ in der Breite, die Schwänze nur 2 μ.

In den Nierenkanälchen führen die Myxosporidien nicht selten eine Verstopfung des Lumens herbei; hier und da sieht man das Kanälchen auch durch ihre Anwesenheit erweitert.

Geschlechtliche Vorgänge und Infektionsmodus sind noch unbekannt.

Die Art wurde in Karpfen aus Böhmen gefunden. Eine intensive pathologische Wirkung scheint sie nicht zu haben, doch ist eine solche bei massenhaftem Vorkommen natürlich nicht ausgeschlossen, vielmehr sehr wahrscheinlich.

---

Unter dem Namen Coccomyxa haben Léger und Hesse eine Gattung beschrieben (vertreten durch C. Moroffi aus der Gallenblase der Sardine), welche einsporige Pansporoblasten besitzt, deren Spore nur eine Polkapsel aufweist, und welche, wenn sie nicht ein echtes Mikrosporid ist, einen Uebergang zu dieser Unterordnung darstellt. (C. R. Ac. Sci. Paris. 1. Juli 1907.)

## 2. Unterordnung.

### **Microsporidia** Balbiani.

Die Form der meist sehr kleinen Sporen ist sehr gleichartig. Sie sind meist birnförmig, oval oder manchmal bohnenförmig. Für eine Anzahl ist die Zusammensetzung der Hülle aus zwei Schalen, wie bei den Myxosporidien, angegeben; doch ist für manche Arten die Bildung der Sporenhülle aus einem Stück wahrscheinlich. Stets ist nur eine Polkapsel am vorderen Ende der Spore vorhanden; diese ist aber ohne Behandlung mit Reagentien fast nie sichtbar; außer ihr fällt in den meisten Sporen eine große Vakuole auf. Bei vielen Mikrosporidien ist keine Polkapsel nachweisbar, bei manchen nicht einmal ein Polfaden. Ob es sich bei diesen Beobachtungen um ungenügende Präparation oder um Stufen der allmählichen Rückbildung dieser Sporenorgane handelt, kann jetzt noch nicht entschieden werden. (Vgl. übrigens unten S. 1044 u. 1048.)

Bei manchen Formen ist außerdem die Oberfläche der Sporenschalen gerillt.

Fast sämtliche genauer untersuchten Mikrosporidien sind Zellparasiten; nur wenige sind Bewohner von Körperhöhlen ihrer Wirte. Ihre jungen Keime dringen in die Zelle und halten sich dort im Plasma auf, in ähnlicher Weise, wie wir es früher von Plasmodiophora kennen lernten (S. 788). Man kann dann die Grenzen des Plasmas des Mikrosporids oft kaum erkennen. Die Kerne, meist zu mehreren gruppiert, heben sich deutlich ab und scheinen fast nackt im Plasma der Wirtszelle zu liegen.

Durch die Untersuchungen verschiedener Autoren ist die agame Fortpflanzung genauer bekannt geworden. Bei den von ihnen studierten Formen sind die Agameten (Meronten) kleine, einkernige (in anderen Fällen mehrkernige) Stadien, welche sich durch Zweiteilung rasch vermehren. Dabei dauert die Durchschnürung der Zellen oft viel länger als die Kernteilung, so daß lange Stränge entstehen können. Sowohl bei der agamen Vermehrung als auch bei der Sporogonie wird Kernteilung durch Mitose und direkte Teilung angegeben. Es ist wohl anzunehmen, daß letztere Angaben (Amitose) durch ungenügende Technik bedingt sind.

Selten sind Pseudopodien zu beobachten, wie z. B. bei Mariona marionis Thél. aus der Gallenblase von Fischen (Fig. 1088).

Durch die rasche Fortpflanzung der Agameten wird oft in kurzer Zeit der Körper des Wirts durch die Parasiten überschwemmt.

Ferner ist bei einigen Arten die Sporenbildung studiert worden. Sie tritt entweder schon bei den intracellulären Stadien auf, oder auch nachdem diese die Zellen aufgezehrt haben und zu größeren Gebilden herangewachsen sind. Manche Arten können zu ziemlich ansehnlichen Körpern sich entwickeln, welche vom Wirt mit einer Cyste umgeben werden. Bei anderen Arten wird das infizierte Gewebe vom Wirt abgekapselt; man findet dann die ganze Cyste schließlich mit Sporen, welche intracellulär entstanden sind, und Zellresten erfüllt. Und schließlich gibt es Formen, auf welche das infizierte Organ gar nicht reagiert. Alle Zellen des Gewebes können weithin mit den Mikrosporidien infiziert sein, und die Infektion kann weiter um sich greifen, ohne daß Entzündung oder Einkapselung einträte. Mit der Sporenbildung findet die Ausbreitung der Mikrosporidien im Wirt ihren Abschluß, da die Sporen sich erst in einem neuen Wirt öffnen und den vermehrungsfähigen Amöboidkeim entlassen können. Bei manchen Formen sind zweierlei Sporen gefunden worden: kleine und große, welche auch als Mikrosporen und Makrosporen unterschieden werden. Das ist z. B. der Fall bei Pleistophora mirandella V. u. C., Thelohania Legeri Hesse, Th. ganus Hesse, Gurleya Legeri Hesse u. a.

Fig. 1088. Mariona marionis Thél. (Nach Thélohan.)

Die Pansporoblasten, welche 1, 2, 4, 8, 16 oder viele (?) Sporen erzeugen können, entstehen entweder, wie bei den Myxosporidien, im Innern des weiter wachsenden Körperplasmas, oder das letztere zerfällt vollständig in Pansporoblasten.

Im ersteren Fall bildet ein Pansporoblast immer sehr zahlreiche Sporen, im letzteren Fall entweder sehr zahlreiche oder nur wenige (4 oder 8). Wenn viele Sporen im Pansporoblasten gebildet werden, ist die Zahl eine variable. Und schließlich kommen Formen vor, bei denen der ganze Körper des Tieres sich in eine einzige Spore umwandelt, bei denen Pansporoblasten also vollkommen fehlen. Es sind dies Formen, welche eine besonders weitgehende Anpassung an den Parasitismus erreicht haben (Nosemaarten).

Möglicherweise können wir unter den Mikrosporidien eine in steigender Anpassung an den Zellparasitismus entstandene Reihe mit rückgebildeter Organisation erblicken. Den Endgliedern dieser Reihe würden Pansporoblasten und eventuell Polkapseln fehlen. Vielleicht sind an sie die Sarkosporidien anzuschließen.

Die Sporenbildung erfolgt bei den Mikrosporidien ganz ähnlich wie bei den Myxosporidien, indem 1—2 Kerne den Schalenbildungszellen, 1—2 der Polkapsel und 2 dem Amöboidkeim angehören. Doch ist es bei der Kleinheit der Objekte schwer, klare Bilder zu erzielen, und die Angaben der Autoren über diese Punkte weichen daher erheblich voneinander ab.

Auch bei den Mikrosporidien werden geschlechtliche Vorgänge angegeben. So sollen nach Mercier bei Thelohania Giardi am

Ende der Schizogonie Isogameten gebildet werden, die sich vereinigen und dann einen Pansporoblasten bilden, der 8 Sporen liefert. Auch diese Beobachtungen scheinen mir nicht einwandfrei.

Die Mikrosporidien kommen in Bryozoen, Würmern, Fischen, Amphibien, vor allem aber in Arthropoden vor. Ja neuerdings sind sie sogar in Protozoen und zwar in Gregarinen als Parasiten nachgewiesen worden. Sie verursachen außer Fischkrankheiten auch andere volkswirtschaftlich sehr wichtige Krankheiten, wie die Pébrine der Seidenraupen und die Ruhr der Bienen.

Mein System der Mikrosporidien ist von Pérez ergänzt und verbessert worden und hat nunmehr folgende Fassung erhalten:

1. Formen, welche auf endogenem Wege in ihrem Körper zahlreiche Pansporoblasten mit zahlreichen Sporen bilden. 1. Legion: (Blastogenea) **Polysporogenea** Doflein.
2. Formen, deren Körper bei der Sporenbildung vollkommen aufgebraucht werden (Schizogenea).
   a) Dieser Körper wandelt sich ganz in einen Pansporoblasten um, welcher eine bestimmte Anzahl Sporen einschließt. 2. Legion: **Oligosporogenea** Doflein.
   b) Der Körper wandelt sich ohne Pansporoblastenbildung in eine einzige Spore um. 3. Legion: **Monosporogenea** Pérez.

Die neueren Forschungen scheinen immer mehr darauf hinzudeuten, daß es keine Polysporogenea gibt. Die hier zur Gattung Glugea gestellten Formen scheinen mit Nosema zusammen und damit zu den Monosporogenea zu gehören. Doch sind wohl genauere Einzeluntersuchungen abzuwarten, ehe die Umgestaltung des Systems durchgeführt werden kann.

### 1. Legion.

### **Polysporogenea** Doflein.

Bei den Gattungen dieser Gruppe werden im Pansporoblasten stets sehr zahlreiche Sporen erzeugt; die Zahl derselben scheint außerdem nicht konstant zu sein. Die Gattungen dieser Legion werden den übrigen Mikrosporidien auch als Blastogenea gegenübergestellt, da sie gleich den echten Myxosporidien in dem vielkernigen Plasma ihres Körpers Pansporoblasten in größerer Anzahl erzeugen. Der Körper kann während der Sporulation weiter wachsen und immer neue Pansporoblasten liefern.

Zu dieser Legion gehört eine einzige Familie, die der Glugeidae. zu welcher man 3 Gattungen rechnet:

Glugea Thel.,
Duboscquia und
Myxocystis.

### Gattung: **Glugea** Thélohan.

**1. Glugea anomala** (Moniez).

1887 Nosema anomala Moniez, in: Compt. rend. Acad. Sci. Paris. Vol. 104. p. 1312.
1892 Glugea microspora Thélohan, in: Bull. Soc. philom. Sér. 8. Vol. 4. p. 155.

1899 Nosema anomalum Moniez, Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 105. (Daselbst Literatur.)
1904 Stempell, Ueber Nosema anomalum. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 4. p. 1.
1913 Weissenberg, R., Beiträge zur Kenntnis des Zeugungskreises der Mikrosporidien Glugea anomala Moniez und Hertwigi Weiss. In: Arch. f. mikr. Anat. Vol. 82. Abt. II. p. 81.

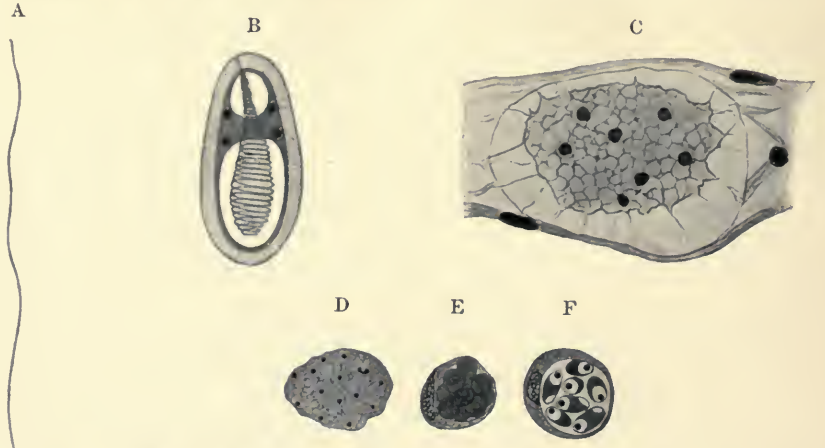



Fig. 1089 A—F. Glugea anomala Moniez. A Reife Spore mit vollständig ausgeschnelltem Polfaden. Vergr. 1000. B Schema einer reifen Spore. Vergr. 5000. C Junger agamer Parasit. Vergr. 1000. D Parasit, der sich zur Sporenbildung vorbereitet. E u. F Besondere Formen der Sporenbildung. D—F Vergr. ca. 1000. (Nach Stempell.)

Fig. 1090.

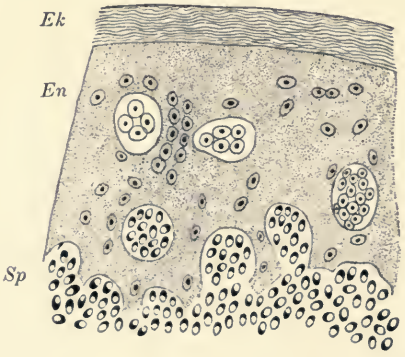



Fig. 1091.

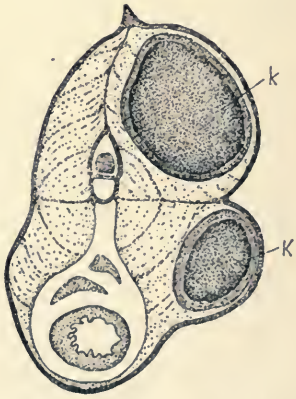



Fig. 1090. Stück einer Cyste von Glugea anomala. *Ek* streifige ektoplasmatische Differenzierung. *En* Endoplasma mit zahlreichen Kernen und kreisförmigen Pansporoblasten, welche entweder Sporoblasten oder fertige Sporen enthalten. *Sp* Sporenmasse im Zentrum der Cyste. (Kombiniert nach Thélohan.)

Fig. 1091. Querschnitt durch einen Stichling mit zwei Cysten von Glugea anomala in der Muskulatur *(k)*. (Aus Wasielewski nach Thélohan.)

Glugea anomala, eine sehr variable Species, bildet große (Durchmesser 2—8 mm) Cysten, von kugeliger oder annähernd

kugeliger Gestalt, deren Hülle zum größten Teil von dem Ektoplasma des Parasiten selbst gebildet wird. Dieses ist fibrillär differenziert und erreicht eine Dicke von 10 μ. Nach außen ist diese Schicht vom Bindegewebe des Wirts umgeben, nach innen stößt sie an das fein granulierte Endoplasma, in welchem sich zahlreiche Kerne und Pansporoblasten finden (Fig. 1090). Stempell (s. oben 1904) hat eine ausführliche Darstellung der Entwicklung dieser eigenartigen Form gegeben, welche in vielen Punkten von den übrigen Mikrosporidien abweichen soll. Doch sind die Bilder sehr schwer zu deuten und wohl noch nicht vollkommen verstanden. Diese Schwierigkeiten sind auch durch die Untersuchungen Weissenbergs nicht gelöst worden. In den Cysten finden sich neben den Stadien des Parasiten große Kerne vom Typus von Metazoenkernen. Stempell hatte diese Kerne für vegetative Kerne des Mikrosporids erklärt, worin sich ihm Weissenberg anschließt. Dessen offenbar nach ungenügenden Präparaten ausgeführten Abbildungen scheinen aber eher das Gegenteil dessen, was der Autor für richtig hält, zu beweisen. Man gewinnt den Eindruck, als bestehe der Inhalt der Cyste aus einer eingekapselten Zone diffuser Infiltration, in der mit allerhand Stadien des Parasiten hypertrophische Zellen des Wirts vereinigt sind. Die Stadien des Mikrosporids sind ein- und mehrkernige Kugeln und Stränge, welche sehr an die Vermehrungsstadien von Nosema-Arten erinnern. Aus ihnen entstehen denn auch wie bei solchen die Sporen. Eine erneute Untersuchungen eines kritischen Beobachters an guten Präparaten müßte diese Vorgänge leicht klären.

Die Sporen sind eiförmig mit einem wenig zugespitzten Pol, an dem die Polkapsel liegt. Sie messen in der Länge 4—4,5 μ und in der Breite 3 μ. Der sehr lange Polfaden erreicht, ausgestoßen, eine Länge von 150 μ (Fig. 1089 A).

Die Art findet sich im großen und kleinen Stichling (Gasterosteus aculeatus L. und pungitius L.), wo sie das subkutane Bindegewebe, die Schwimmblasenwand, die Cornea, selten das Ovar befällt. Die großen Cysten vermögen den befallenen Fisch sehr zu entstellen (Fig. 1091).

Der Parasit ruft nicht selten unter den Stichlingen Epidemien hervor, welche zahlreiche dieser Fische töten.

Eine ähnliche Form, Glugea Hertwigi, Weissenberg, befällt in der gleichen Weise den Stint (Osmerus eperlanus) und bildet in diesem Fisch mehrere Millimeter große Cysten.

### 2. Glugea destruens Thélohan.

1891 Glugea destruens Thélohan, in: Compt. rend. Acad. Sci. Paris. Vol. 112. p. 168.

1899 Nosema destruens (Thél.) Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 105. (Literatur.)

Die Plasmakörper dieser Art finden sich in unregelmäßigen Formen oder als cystenartige Bildung innerhalb der Primitivbündel in den Muskeln von Callionymus lyra, einem marinen Fisch. Sie lassen sich schon von außen als weiße Flecken erkennen.

Das Ektoplasma ist aber nicht, wie bei der vorigen Art, fibrillär, sondern granuliert. Das Endoplasma ist bei den größeren Exemplaren ganz mit Sporen erfüllt. Die Sporen messen 3—3,5 μ in der Länge und 2—2,5 μ in der Breite.

Bei noch frischen Infektionen findet man den Parasiten von Muskelfibrillen umgeben, welche nur zur Seite gedrängt, aber nicht weiter verändert sind. Aeltere Infektionen sind aber durch eine sehr bemerkenswerte Degeneration gekennzeichnet, welche die Muskelfibrillen ergriffen und sie in unregelmäßige Schollen einer glasigen, farblosen, stark lichtbrechenden Substanz umgewandelt hat, welche Anilinfarben intensiv speichern (Fig. 1092).

Fig. 1092. Degeneriertes Muskelprimitivbündel von Callionymus lyra. Hyaline Degeneration, hervorgerufen durch die Infektion mit Nosema destruens. *dg* hyaline Reste der Muskelfaser. *sp* Sporen des Parasiten. (Aus Wasielewski nach Thélohan.)

Die hyaline Degeneration beginnt in der Umgebung des Parasiten und erstreckt sich allmählich auf die ganze befallene Faser. Dann tritt gewöhnlich ein Eindringen von Leukocyten ein, welche die degenerierte Substanz beseitigen, deren Stelle alsbald von Bindegewebe eingenommen wird. Das letztere schließt die Sporen, welche in großer Zahl als einzige Reste der Parasiten übrig geblieben sind, wie in einer Cyste ein.

Es ist das also ein Fall von spontaner Heilung einer Cnidosporidieninfektion; denn die Sporen allein sind so brachgelegt und können erst in Wirksamkeit treten zur Neuinfektion, wenn sie nach dem Tod ihres Wirts frei werden.

### 3. Glugea bryozoides (Korotneff).

1892 Myxoporidium bryozoides Korotneff, in: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 53. p. 591.
1895 Glugea bryozoides Thélohan, in: Bull. sci. France et Belgique. Vol. 26. p. 359.
1899 Nosema bryozoides Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 106.
1911 Braem, J., Beiträge zur Fauna Turkestans VII. Bryozoen und deren Parasiten. In: Trav. Soc. Imp. Nat. St. Pétersbourg. Vol. 62. Lief. 2.
1914 Schröder, O., Beiträge zur Kenntnis einiger Mikrosporidien. In: Zool. Anz. Vol. 43. p. 320.

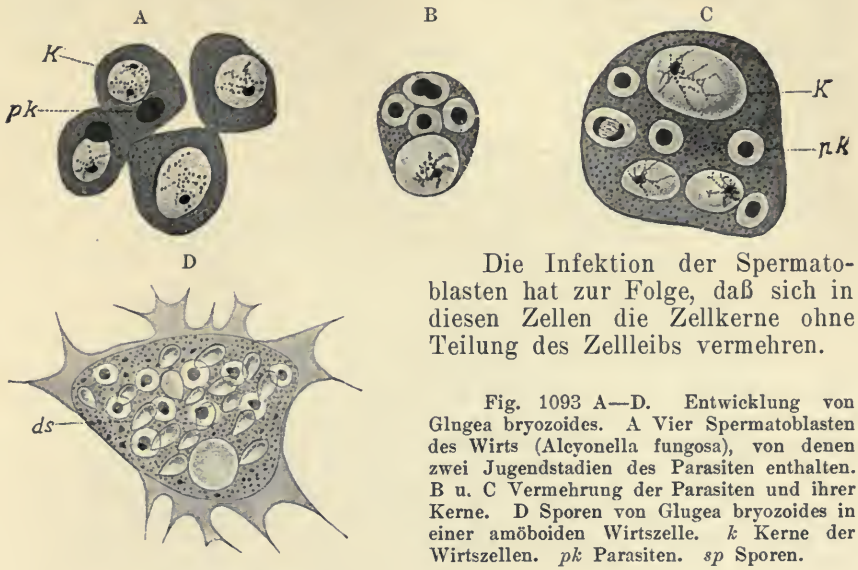
Die jüngsten Stadien dieser Art finden sich in den Spermatoblasten ihres Wirts als Zellparasiten. Sie liegen als kleine einkernige Körperchen oft zu mehreren neben dem Zellkern des Wirts (Fig. 1093 A und B).

Sie vermehren sich durch Teilung des Kerns zu einer Anzahl ebenfalls einkerniger Nachkommen (Fig. 1093 C.)

Später fallen sie aus den Spermatoblasten in die Leibeshöhle des Wirts und werden von amöboiden Zellen aufgenommen, welche sich mit Hilfe von kurzen, spitzen, gelappten Pseudopodien bewegen (Fig. 1093 D).

Die erwachsenen Tiere sind vielkernig und erzeugen in ihrem Innern zahlreiche Sporen. Diese sind länglich-oval, am Polkapselende zugespitzt, am hinteren Ende abgerundet. Im hinteren Teile liegt eine Vakuole, die Spore ist 7—10 μ lang, 4—6 μ breit.

Die Art schmarotzt in der Bryozoe (Moostierchen) Alcyonella fungosa (Pall.) und Pl. repens (L.); sie ist in Moskau gefunden, später an verschiedenen Orten, so bei Heidelberg, beobachtet worden.




Die Infektion der Spermatoblasten hat zur Folge, daß sich in diesen Zellen die Zellkerne ohne Teilung des Zellleibs vermehren.

Fig. 1093 A—D. Entwicklung von Glugea bryozoides. A Vier Spermatoblasten des Wirts (Alcyonella fungosa), von denen zwei Jugendstadien des Parasiten enthalten. B u. C Vermehrung der Parasiten und ihrer Kerne. D Sporen von Glugea bryozoides in einer amöboiden Wirtszelle. *k* Kerne der Wirtszellen. *pk* Parasiten. *sp* Sporen.

### 4. Glugea lophii (Doflein).

1898 Glugea lophii Doflein, in: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. 11. p. 290.
1899 Mrazek, in: Sitzungsber. K. böhm. Ges. Wiss. Math.-nat. Kl. Vol. 34. p. 1.

Diese Art bildet große Cysten, welche von einer nach Millionen zählenden Menge von Sporen erfüllt sind. Die Sporen liegen in größerer Anzahl in je einem Pansporoblasten; die letzteren sind sehr vergänglich, so daß man die Sporen in etwas älteren Cysten sämtlich frei liegend findet. Die Sporen sind oval, oft bohnenförmig gekrümmt; die Länge beträgt 3,5 μ, die Breite 1,5 μ (Fig. 1094).

Fig. 1094.

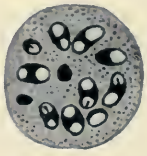


Fig. 1094. Pansporoblast von Glugea lophii mit Sporen. (Nach Doflein.)

Fig. 1095.

Fig. 1095. Glugea lophii Doflein. Riesen-Ganglienzelle von Lophius piscatorius mit Glugeacyste. (Nach Prowazek.)

Die Infektion ist zunächst eine Zellinfektion, indem die Ganglienzellen des Zentralnervensystems (Cerebrospinalnerven und Rückenmark), aber auch benachbarte Bindegewebszellen befallen werden. Zum Teil wachsen nun die Cysten in den sich riesig vergrößernden Ganglienzellen heran, zum Teil geraten sie aus ihnen heraus, indem diese zerstört werden, und wachsen intercellulär heran; dabei können mehrere benachbarte Cysten verschmelzen.

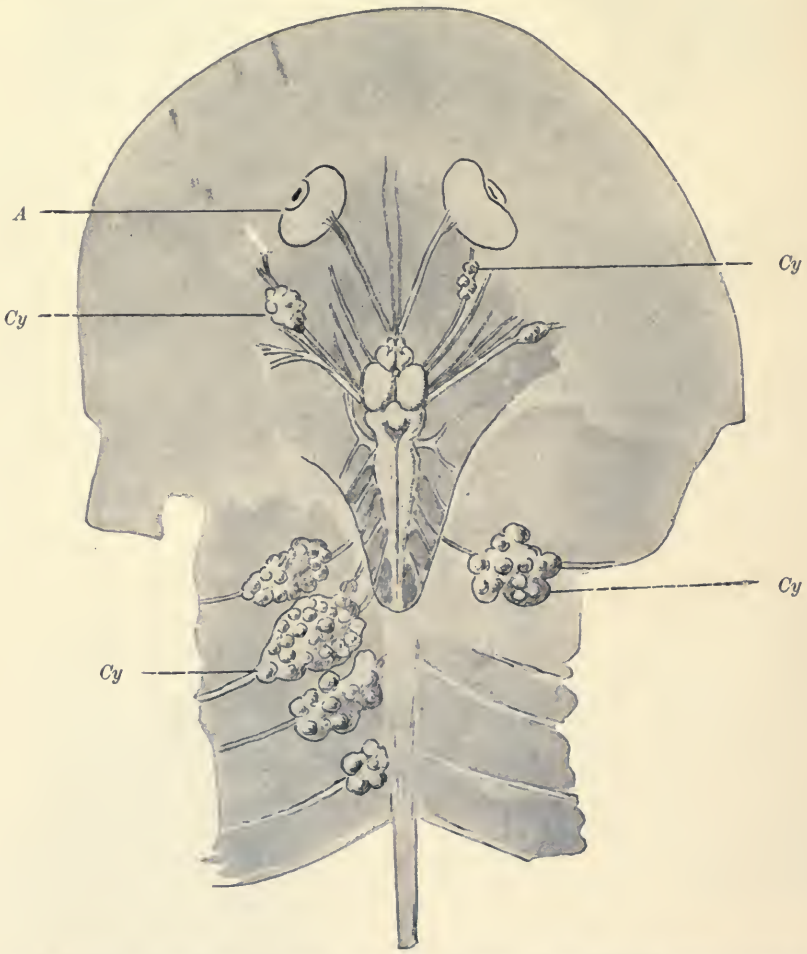



Fig. 1096. Zentralnervensystem von Lophius piscatorius mit Geschwülsten, verursacht durch Glugea lophii. *A* Augen von Lophius. *Cy* Geschwülste. (Nach Doflein.)

Die Art kommt häufig in Lophius piscatorius vor, wo sie ziemlich große Nerventumoren hervorruft (Fig. 1096). Diese sind traubenförmig gestaltet, da meist eine ganze Anzahl der kugeligen Cysten nahe beieinander liegen.

Glugea lophii wurde bisher in der Adria und dem Mittelmeer gefunden.

**5. Glugea stegomyiae** Marchoux, Salimbeni und Simond.

Eine in mancher Beziehung interessante Form, welche bei Stegomyia fasciata schmarotzt. Sie ist charakterisiert durch den Besitz von farblosen und braunen Sporen; bei den Larven der Stechmücken kommen nur farblose, der bei Imago auch braune Sporen vor.

Ferner wären hier folgende Gattungen zu erwähnen:

Duboscquia Pérez ist ausgezeichnet dadurch, daß jeder Pansporoblast konstant 16 Sporen liefert. D. Legeri Pérez lebt in der Leibeshöhle von Termes lucifugus in Südfrankreich.

Myxocystis Mrázek. In Oligochäten kommen Arten dieser Gattung vor, welche durch ein eigenartiges Cilienkleid ausgezeichnet sind (M. ciliata Mrázek, M. Mrazeki Hesse).

## 2. Legion.

### Oligosporogenea Doflein.

Der Körper der hierhergehörigen Formen geht bei der Sporulation vollkommen in die von einer Kapsel umhüllten Pansporoblasten über, von denen jeder wieder in eine kleine Anzahl von Sporen (vier oder acht) aufgeht.

Die Gattungen werden auch mit denen der nächsten Legion, den Monosporogenea, als Schizogenea zusammengefaßt, da sie nicht wie die Plastogenea zu größeren Plasmakörpern heranwachsen, sondern beim Wachsen fortgesetzt durch Teilung in kleine Körper zerfallen, welche ihrerseits vollkommen bei der Bildung der Sporen verbraucht werden.

Zu den Oligosporogenea gehören folgende Gattungen:

1. Im Pansporoblast n Sporen . . . **Plistophora** Gurley.
2. „ „ 8 „ . . . **Thélohania** Henneguy.
3. „ „ 4 „ . . . **Gurleya** Doflein.

### Gattung: **Plistophora** Gurley.

**Plistophora typicalis** Gurley.

1893 Gurley, in: Bull. U. S. Fish. Comm. Vol. 11. p. 410.
1899 Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 108.

Die Art findet sich in Form kleiner Körper von annähernd kugeliger Form im Muskelgewebe. Jene erzeugen zahlreiche Sporoblasten, aus welchen Sporen entstehen. Die kugeligen Gebilde sind mit einer zarten Hülle umgeben und messen 25—35 μ im Durchmesser (Fig. 1097).

Die Sporen sind oval, messen 5 : 3 μ und haben einen sehr langen Polfaden (Fig. 1098); derselbe erreicht eine Länge von 65—75 μ.

Durch die Infektion werden die Muskeln merkwürdig wenig verändert; sie werden nur etwas deformiert, aber ihre Struktur und besonders die Querstreifung erfährt keinerlei Veränderung.

Die Art kommt in verschiedenen Fischen (Cottus bebalis Euphr., Cottus scorpius L., Blennius pholis L., Gasterosteus pungitius L.) vor und bewohnt in ihnen die Rumpfmuskulatur. Zu dieser Gattung gehört auch die neuerdings von Schuberg ge-

nauer untersuchte Plistophora longifilis Schub., welche im Hoden der Barbe Geschwulstbildung veranlaßt. Schuberg konnte bei dieser Form keine Polkapseln nachweisen (vgl. Fig. 1099).

Fig. 1097.

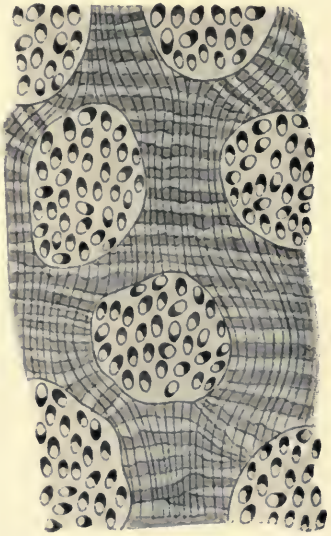



Fig. 1097. Von Plistophora typicalis befallene Muskelfaser von Cottus scorpius. *m* Muskelfibrillen, welche ihre Streifung vollkommen erhalten haben; zwischen ihnen sind nur Höhlen entstanden, welche jetzt die Sporenhaufen der Parasiten *(p)* beherbergen. (Nach Thélohan.)

Fig. 1098.

Fig. 1098. Spore von Plistophora typicalis. (Nach Thélohan.)

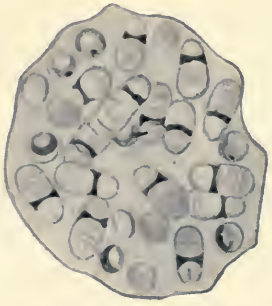


Fig. 1099. Plistophora longifilis Schub. Pansporoblast mit polkapsellosen Sporen. (Nach Schuberg.)

Gattung: **Thélohania** Henneguy.

**1. Thélohania octospora** Henneguy.

1892 Henneguy et Thélohan, in: Ann. Microgr. Vol. 4. p. 621 ff.
1899 Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 112. (Literatur.)

Diese Art ist nur in Gestalt von zahlreichen Kugeln oder Bläschen gefunden worden, welche als eine besondere Form der Pansporoblasten aufzufassen sind.

Bei Th. octospora sind diese Bläschen kugelig, sie haben einen Durchmesser von 10 μ; ihre Hülle ist zart, aber deutlich doppelt konturiert (Fig. 1100 A u. I). Manche Bilder regen die Vermutung an, als bestehe sie wie bei den Myxosporidien aus 2 Zellen. Man kennt die ganze Entwicklung der Sporen, allerdings nur in den äußeren Umrissen. Aus einem einkernigen Pansporoblasten wird allmählich ein solcher, welcher 8 einkernige Sporoblasten enthält. Diese wandeln sich in 8 birnförmige Sporen um, welche durch Platzen der Kapsel frei werden.

Die einzelnen Sporen sind 3—4 μ lang, eine große Vakuole ist am abgerundeten Ende meist sichtbar (Fig. 1100 B). Die Sporenwand ist glatt, ohne sichtbare Strukturen. Der Polfaden, welcher bei Zusatz von Aether ausgestoßen wird, ist 30—40 μ lang (Fig. 1100 C u. D).

Die bekannten Stadien des Parasiten finden sich interfibrillär in den Muskeln von Palaemon rectirostris und P. serratus (Fig. 1100 A).

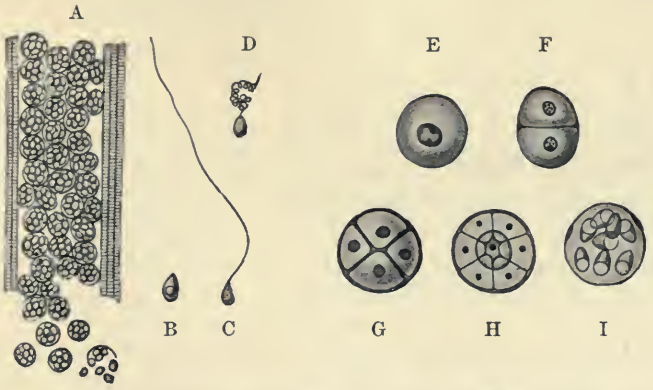



Fig. 1100 A—I. Thélohania octospora. A Infiziertes Muskelbündel von Palaemon serratus. B—D Sporen, B mit Vakuole, C u. D mit ausgeschleudertem Polfaden. E—I Sporenentwicklung im Pansporoblasten. (Aus Wasielewski nach Henneguy und Thélohan.)

Diese durchsichtigen Garneelen werden durch die Infektion trübe, opak-weißlich oder gelblich; ihre Beweglichkeit wird natürlich sehr beeinträchtigt, bei starker Infektion gehen sie zugrunde.

Geschlechtliche Vorgänge, Infektion, multiplikative Fortpflanzung und Jugendstadien sind noch vollkommen unbekannt.

### 2. Thélohania Contejeani Henneguy.

1892 Henneguy et Thélohan, in: Ann. Microgr. Vol. 4. p. 617.
1899 Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 112. (Literatur.)

Eine gewisse Bedeutung als Parasit unserer Flußkrebse darf diese Art wohl beanspruchen, wenn auch die Wichtigkeit keine so große

Fig. 1101 A—M. Thélohania Mülleri. A—E Agame multiplikative Fortpflanzung. F—K Propagative Fortpflanzung durch Sporenbildung. L und M Sporen. L im frischen Zustande. Vergr. 2050. M nach Ausstoßung des Polfadens. Vergr. 4500. (Nach Stempell.)

ist, wie es die Entdecker glaubten, indem sie das Sporozoon für den Erreger der Krebspest hielten. Vielmehr haben die neueren Untersuchungen von Hofer gezeigt, daß die Krebspest eine Bakterieninfektion ist.

Th. Contejeani vermag aber als Parasit der Muskeln die Flußkrebse ebenso zu schädigen, wie Th. octospora die Garneelen.

Die Pansporoblasten sind sehr klein und messen nur 8 μ im Durchmesser, die 4 einzelnen Sporen nur je 2—3 μ.

Auch von dieser Art sind nur dieselben wenigen Stadien bekannt, wie von Th. octospora.

### 3. Thélohania Mülleri (L. Pffr.).

1902 W. Stempell, Ueber Thélohania Mülleri (L. Pffr.). In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. 16. p. 235.

Diese in Gammarus pulex (L.) schmarotzende Thélohania verursacht oft eine weitgehende Zerstörung der Körpermuskulatur. Die Fortpflanzung dieser Art ist ziemlich genau untersucht (vgl. S. 1035 und Fig. 1101). Die Sporen sind 4—5 μ lang und 2 μ dick.

### 4. Thélohania chaetogastris Schröder.

1909 Thélohania chaetogastris, eine neue in Chaetogaster diaphanus Günth. schmarotzende Mikrosporidienart. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 14. p. 119.

Auch von dieser Art ist in den großen Zügen die Entwicklung bekannt, welche mit derjenigen von Th. Mülleri übereinstimmt. Die Sporen messen 4 : 3 μ.

### 5. Thélohania varians (Léger).

1913 Debaisieux, P., Microsporidies parasites des larves de Simulium, Thélohania varians. In: La Cellule Vol. 30. p. 47.

In den im Süßwasser lebenden Larven der Fliegengattung Simulium finden sich oft in Massen die Stadien dieser Art. Die vegetativen Stadien sind einkernige, ovale Gebilde, welche vielkernig werden, wobei sie entweder lappige Umrisse annehmen oder schlauchförmige Ketten bilden. Alle agamen Vermehrungstypen führen zur Bildung von kleinen zweikernigen Individuen. In diesen soll es zu einer Verschmelzung der Kerne kommen, welche einem Autogamievorgang entspräche. Die Sporen, die aus dieser Zygote entstehen, würden also einem geschlechtlichen Vorgang ihren Ursprung verdanken. Ausstoßungen von Kernbestandteilen werden als Reifungserscheinungen gedeutet. Die Zygote wird zum Pansporoblast, der 8-kernig wird und 8 Sporen bildet.

Studiert wurden in neuerer Zeit ferner Th. Giardi Henn. durch Mercier, Th. Légeri Hesse, wichtig durch ihr Vorkommen in Anopheles, durch Hesse, Th. maenadis aus Carcinus maenas durch Pérez.

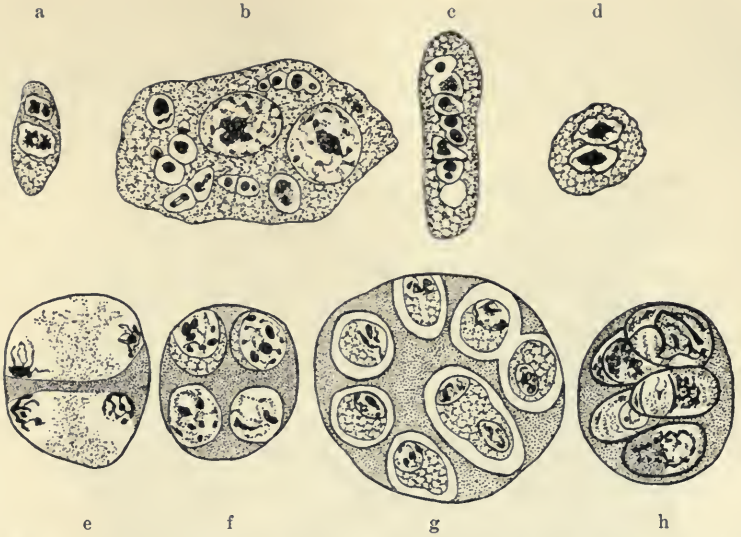



Fig. 1102 a—h. Thélohania varians (Lég.). a Kerne eines zweikernigen Meronten in Teilung. b Meronten in einer Wirtszelle, manche in Teilung. Große Kerne gehören zur Wirtszelle. c Längenwachstum und Kernvermehrung des Meronten. d Kopulation (angeblich Autogamie). e Teilung des Pansporoblasten in Sporoblasten. f Vierkerniger Pansporoblast. g Achtkerniger Pansporoblast. h Pansporoblast mit 8 fertigen Sporen. Vergr. 2000. (Nach Debaisieux.)

## Gattung: **Octosporea** Flu.

Eine Thélohania nahestehende 8-sporige Form O. muscae domesticae kommt in Stubenfliegen, auch anderen Insekten, so Drosophila und Homalomyia, vor und hat wohl gelegentlich zu Verwechslungen mit Stadien anderer Protozoen geführt, so nach Chatton mit solchen von Schizotrypanum Cruzi in der Wanze Conorhinus megistus.

## Gattung: **Gurleya** Doflein.

1897 Doflein, Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Ueber Myxosporidien. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. 11. p. 340.

Wie die Gattung Thélohania durch die 8-sporigen Pansporoblasten, so ist Gurleya durch 4-sporige Pansporoblasten ausgezeichnet.

Fig. 1103 a—m. Gurleya Francottei L. u. D. Entwicklungsstadien. a—f Agame, multiplikative Vermehrung. h—m Propagative Fortpflanzung (Sporogonie). (Naeh Léger u. Duboscq.)

G. tetraspora Doflein wurde in der Hypodermis von Daphnia maxima, G. Légeri Hesse im Bindegewebe und Fettkörper von Ephemerella ignita Poda gefunden. Gurleya Francottei Léger und Duboscq ist eine Form, welche in fast schematischer Weise die Eigentümlichkeiten dieser Gattung erkennen läßt (Fig. 1103 und 1104).

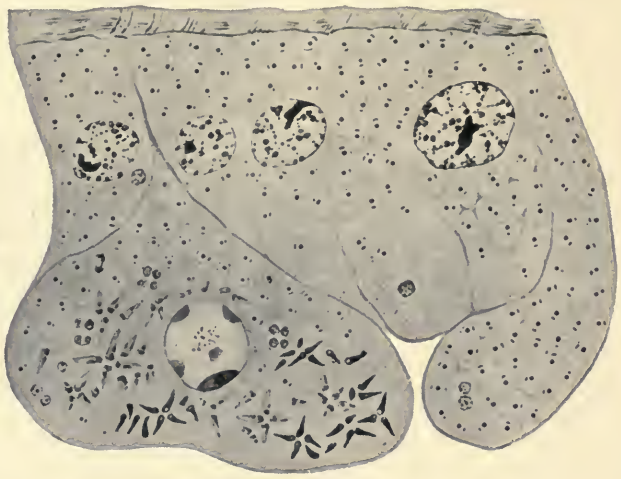


Fig. 1104. Schnitte durch das Darmepithel der Larve von Ptychoptera contaminata in der durch Gurleya Francottei infizierten Region, erfüllt mit den verschiedensten Entwicklungsstadien des Mikrosporids. (Nach Léger u. Duboscq.)

### 3. Legion.

### **Monosporogenea** Pérez.

Gattung: **Nosema** Naegeli.

Die neueren Forschungen haben ergeben, daß die zum Teil in extremer Weise an den Parasitismus angepaßten, sehr pathogen wirkenden Arten dieser Gattung, welche man früher mit der Gattung Glugea vereinigte, sich durch die eigenartige Form ihrer Sporenbildung von allen anderen Mikrosporidien unterscheiden. Nachdem durch agame Teilung die Vermehrung eine Zeitlang stattgefunden hat, gehen kleine einkernige Individuen direkt, ohne Pansporoblastenbildung, zur Sporenbildung über, wobei sich ihr ganzer Körper in eine einzige Spore umwandelt.

Das Fehlen des Pansporoblasten ist vielleicht auf Einfluß des extremen Zellparasitismus zurückzuführen. Auch sollen die Polkapseln fehlen und der Polfaden frei in einer vorderen Vakuole der Spore hängen. Vielleicht ist auch hierin eine weitere Rückbildung durch den Parasitismus zu erblicken.

Wir führen von dieser vor allem bei Insekten verbreiteten sehr artenreichen Gattung nur einige Formen an:

#### I. Nosema ovoideum (Thélohan).

1895 Glugea ovoidea Thélohan, in: Bull. sci. France et Belgique. Vol. 26. p. 347.
1898 Doflein, in: Zool. Jahrb. Anat. Abt. Vol. 11. p. 338.
1899 Nosema ovoideum (Thél.) Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 106.

Diese Art ist bisher nur als Zellparasit beobachtet worden.

Die jüngsten Stadien finden sich als kleine Körperchen in den Zellen des Wirts, die Kerne sind deutlich, die Abgrenzung des Plasmas gegenüber dem der Wirtszelle kaum zu sehen (Fig. 1105). Außerdem sind nur Stadien bekannt, wo die sehr kleinen Sporen in Mengen im Plasma der Wirtszelle liegen (Fig. 1106).

Die Sporen messen 2,5 : 1,5 μ.

Fig. 1105.

Fig. 1106.

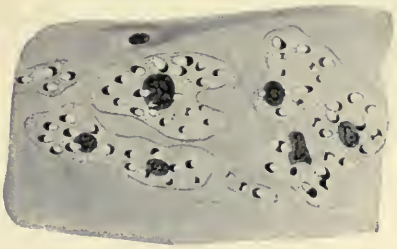


Fig. 1105. Leberzelle von Cepola rubescens mit jungen Stadien von Nosema ovoideum. Es sind von letzterem nur die meist zu vier gruppierten Kerne zu sehen. (Nach Doflein.)

Fig. 1106. Leberzellen von Cepola rubescens, mit Nosema ovoideum infiziert. (Nach Doflein.)

Die Infektion stellt sich in Form von kleinen weißen Flecken auf der Oberfläche und im Innern des Gewebes der Leber von Cepola rubescens und Motella tricirrata dar. Es sind sowohl Leberzellen, als auch Bindegewebszellen infiziert. Das infizierte Gebiet ist unregelmäßig abgegrenzt; in ihm lassen sich noch alle Zellgrenzen feststellen und in den Zellen die intakten Kerne; die einzige Veränderung besteht darin, daß die Zellen mit Sporen erfüllt sind, und daß die Zellkerne sich häufig auf zwei vermehren, ohne daß die zugehörige Zelle sich mitteilte (Fig. 1106).

### 2. **Nosema bombycis** Naegeli.

1857 Naegeli, in: Tageblatt D. Naturf. Vol. 33. p. 27 u. Botan. Zeitung. Vol. 15. p. 760.
1894 Glugea bombycis Thélohan, in: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 46.
1899 Nosema bombycis Naeg., Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 106. (Hier ein Teil der sehr großen Literatur über die Seidenraupenkrankheit.)
1907 Stempell, Die Pébrine-Krankheit der Seidenraupen in: Sitzber. Med.-naturw. Ges. Münster i. W. 25. Juni.
1909 Stempell, W., Ueber Nosema bombycis Naeg., in: Arch. f. Protistenk. Vol. 16. p. 281.

Dieser gefährliche Feind der Seidenraupe findet sich im erwachsenen Zustand in allen Organen dieses Tieres. Er dringt in die Zellen ein und bildet da längliche Formen, welche bis zu 8 Kernen haben. Diese Stadien werden verschieden aufgefaßt. Es scheint, daß sie in der Regel in 4 zweikernige Portionen, diese wieder in je zwei einkernige Stücke zerfallen, welch letztere die Sporonten darstellen (Fig. 1107). Stadien, die auf multiple Teilung und Knospung gedeutet wurden, sind vielleicht unregelmäßige Erscheinungen.

Die Sporen sind eiförmig, 2—4 μ lang, 1—2 μ breit und zeigen im frischen Zustand eine Vakuole am hinteren abgerundeten Ende. Bei Zusatz von Salpetersäure quellen die Sporen stark auf; sie erreichen dann eine Länge von 6 μ und eine Breite von 3,5 μ. Dann wird der Polfaden ausgestoßen, wobei er eine Länge von 57—72 μ zeigt (Kudo). Neuerdings wird von Schuberg und Ohmori bestritten, daß bei Nosema bombycis eine Polkapsel vorkomme. Der Polfaden hänge einfach in einer vorderen Vakuole der Spore.

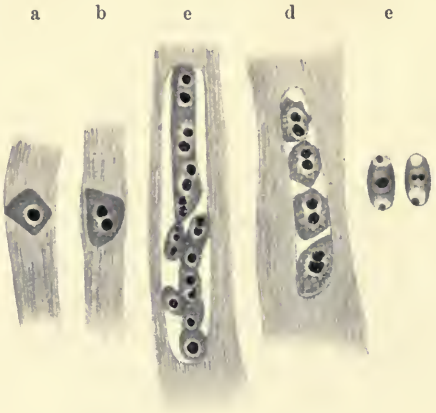



Fig. 1107 a—e. Nosema bombycis Naeg. Entwicklung in den Muskeln der Seidenraupe. a Einkerniges, b zweikerniges Stadium. c Vielkernige Stadien. d Zerfall in zweikernige Stücke. e Ein- und zweikernige (reife) Spore. Vergr. 1500—1800. (Nach Ohmori.)

Werden die Sporen von einer Seidenspinnerraupe gefressen, so schlüpft aus ihnen ein Amöboidkeim aus. Vorher wurde der Polfaden ausgestoßen, und die Spore klaffte in zwei Schalenhälften auseinander. Im Darm erfolgt die Verschmelzung der Kerne; die Stadien

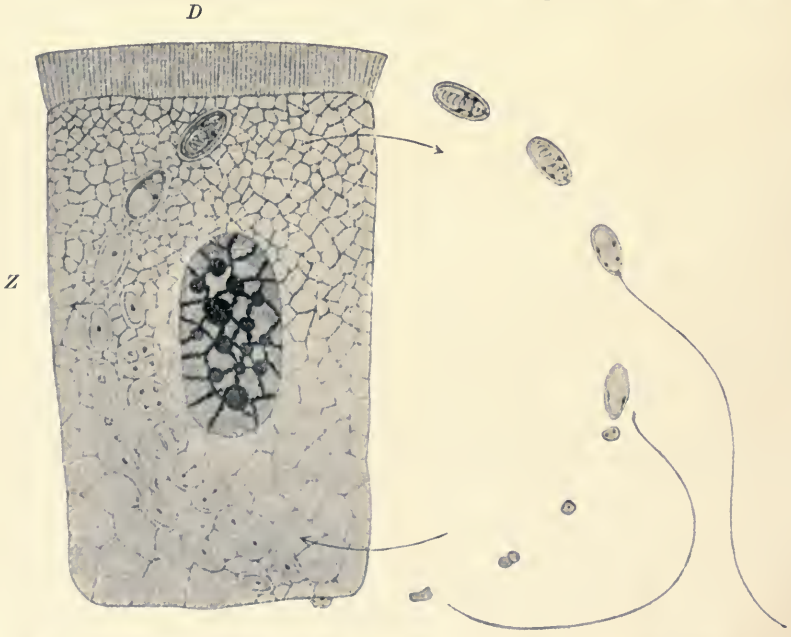



Fig. 1108. Sehema des Entwicklungszyklus von Nosema bombycis Naeg. *Z* Darmepithelzelle. *D* Darmlumen. Rechts unten Ausschlüpfen des Amöboidkeimes, unten Eindringen in die Darmepithelzelle, links verschiedene Vermehrungstypen der agamen Stadien und deren Umwandlung in Sporen. Oben reife Sporen. (Nach Stempell.)

im Darm der Raupe messen 0,5—1,5 μ. Sie vermehren sich meist stark durch Teilung und Knospung und bilden nesterartige Gruppen.

Bald verlassen die Keime das Darmlumen und wandern zwischen den Darmzellen hindurch in den Körper der Raupe. Vom Blutstrom getragen, gelangen sie in alle Regionen des Raupenkörpers. Diese von Stempell Planonten genannten Stadien dringen dann in Körperzellen. Hier erfahren sie eine neue agame Vermehrung.

Der Zeugungskreis von Nosema bombycis zeigt nach Stempell eine große Aehnlichkeit mit demjenigen von Thélohania (vgl. S. 1044 u. 1046). Charakteristisch ist die Vermehrungsweise der agamen Stadien, welche oft zu langen rosenkranzförmigen Ketten auswachsen (vgl. Fig. 1107 u. 1109). Diese agamen Stadien zerfallen bei ungünstigen Nahrungsverhältnissen in zunächst einkernige Sporoblasten. Die

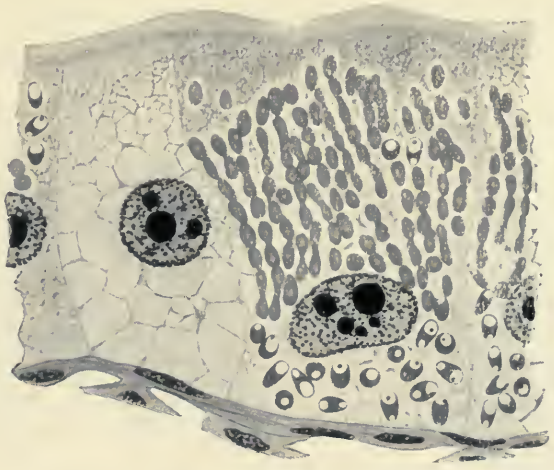


Fig. 1109. Nosema bombycis Naeg. Darmepithel mit Sporen und den eigenartigen, pilzähnlichen agamen Fortpflanzungsketten. Vergr. 1100. (Nach Stempell.)

Sporoblasten werden später vierkernig. Von diesen 4 Kernen sind zwei Schalenbildungskerne, einer Polkapselkern und einer der Kern des Amöboidkeims. Letzterer teilt sich in 2 Kerne (Fig. 1107e), während die Schale und der lange Polfaden gebildet wird. Vor dem Ausschlüpfen im Darm des neuen Wirts sollen aus den zwei Kernen des Amöboidkeims deren 4 werden; nachdem dieser zwei der Kerne ausgestoßen hat, kriecht er aus. Da er später einkernig gefunden wird, nimmt man eine Vereinigung beider Kerne zu einem Synkaryon an. Neuerdings werden Zweifel an der Richtigkeit dieser Beobachtung geäußert.

Der Parasit kommt im Darm, dem Fettkörper, den Geschlechtsorganen, Eiern, Tracheen, Malpighischen Gefäßen, kurz allen Organen der Raupen von Bombyx mori (L.), Gastropacha neustria (L.), Arctia caja und anderen Schmetterlingen, besonders Spinnern, vor. In Attacus (Saturnia) Pernyi, deren Raupe er ebenfalls infiziert, geht die Infektion niemals über den Mitteldarm hinaus.

Nosema bombycis Naeg. erzeugt in den Seidenraupen

### Die Pébrine.

(Gattina, Seidenraupenkrankheit.)

Durch diese Krankheit werden infolge der allgemeinen Infektion die Raupen hinfällig und sterben oft in Massen vor der Verpuppung; aber auch wenn sie zur Verpuppung kommen, so spinnen sie keinen Kokon und sterben in der Verpuppung; Fig. 1110 zeigt, in welcher Weise die Spinndrüsen infiziert sein können.

Schwächer infizierte Individuen können sich aber auch zu Schmetterlingen entwickeln und zur weiteren Verbreitung der Krankheit beitragen. Da nämlich auch die Geschlechtsorgane infiziert werden, so sind die befruchteten Eier nicht selten ebenfalls befallen. Aus ihnen entwickeln sich schwächliche kleine Raupen, welche gewöhnlich früh sterben; aber mittlerweile können sie Hunderttausende von anderen Raupen infiziert haben, denn die Hauptinfektionsquelle bildet der auf den Maulbeerblättern liegende Kot der Raupen, der gefressen wird oder angeblich auch durch Hautwunden eindringt.

Fig. 1110.

Fig. 1111.

Fig. 1110. Teil einer Spinndrüse der Seidenraupe mit Cysten von Nosema bombycis.

Fig. 1111. Teil des Magens einer Raupe von Bombyx neustria mit verschiedenen Stadien von Nosema bombycis. (Beide nach Balbiani.)

So kann die Epidemie mit großer Schnelligkeit sich über die seidenzüchtenden Bezirke eines Landes verbreiten. Bei künstlicher Infektion findet man schon nach 3 Tagen massenhaft Stadien der multiplikativen Vermehrung und Anfänge der Sporenbildung. Längstens nach 8 Tagen ist der ganze Körper überschwemmt.

In Frankreich brach die Epidemie zuerst im Jahre 1845 im Departement Vaucluse aus, im nächsten Jahre hatte sie schon drei weitere Departements ergriffen. Schon im Jahre 1851 war in den wichtigsten Distrikten der Seidenbau fast vernichtet; im Jahre 1856 war die Produktion auf $^1/_4$ der üblichen Ziffer gefallen. Im Jahre 1854 wurde Italien von der Seuche befallen und war bald von einem Ende zum anderen ergriffen.

Die französische Seidenkultur hatte bis zum Jahre 1867 einen Verlust von mehr als einer Milliarde erlitten, gewiß ein Beweis von der wirtschaftlichen Bedeutung dieser Sporozoeninfektion.

Um die Erforschung der Krankheit haben sich besonders Pasteur und Balbiani Verdienste erworben. Der letztere bestätigte die Annahme Leydigs, daß es sich um „Psorospermien", d. h. Neosporidien handle, und studierte die Morphologie und Infektionsweise von Nosema bombycis. Pasteur jedoch erwarb sich unsterbliche Verdienste um die französische Seidenzucht, indem er die speziellen Bedingungen der Krankheit studierte und den Züchtern eine prophylaktische Maßregel angab. Durch die mikroskopische Unterscheidung der infizierten von den nicht-infizierten Eiern ist es jetzt möglich, die ersteren von der Zucht auszuschließen und dadurch die Ausbreitung der Krankheit aufzuhalten.

### 3. **Nosema apis** Zander.

1909 Zander, in: 2. Aufl. von Doflein, Lehrb. der Protozoenkunde.
1911 Zander, Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen. II. Krankheiten und Schädlinge der erwachsenen Bienen. Stuttgart.
1912 Fantham, H. B., and Porter, A., Microsporidiosis, a protozoal disease of bees due to Nosema apis, and popularly known as Isle of Wight disease. In: Ann. trop. Med. Vol. 6. p. 145.
1912 — — The Morphology and Life History of Nosema apis and the significance of its various stages in the so called „Ilse of Wight" disease in Bees (Microsporidiosis) Ibid. Vol. 6. p. 163.
1912 — — The dissemination of Nosema apis. Ibid. Vol. 6. p. 197.

Neuerdings hat Zander entdeckt, daß die sog. Ruhr der Bienen durch einen nahe verwandten Parasiten verursacht wird, welcher in ganz ähnlicher Weise vom Darm aus den Körper der Bienenlarven durchsetzt, wie Nosema bombycis denjenigen der Seidenraupen. Nach den Veröffentlichungen des Entdeckers schmarotzt N. apis ausschließ-

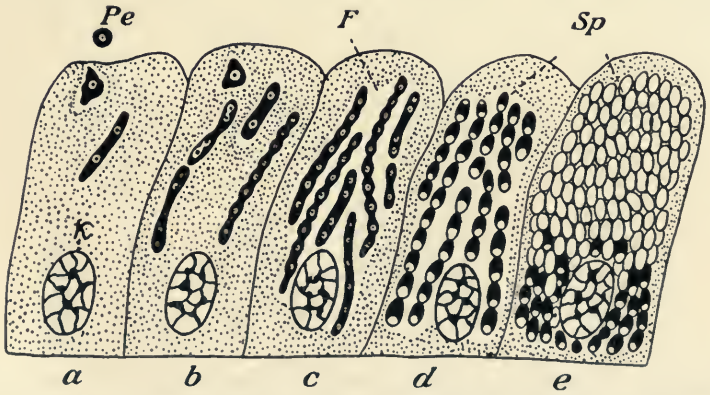



Fig. 1112 a—e. Nosema apis Zander. Schematische Darstellung des Entwicklungsganges in der Darmwand der Honigbiene. Vergr. ca. 800. a—e Darmzellen mit aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien des Parasiten. *K* Kerne. *Pe* junger Keim dringt in die Zelle, wird mehrkernig, zerfällt in weitere Keime, die zu Schläuchen auswachsen, die wiederum in Sporen (*Sp*) zerfallen. Bei *F* Verflüssigung der Zellsubstanz. (Nach Zander.)

lich im Mitteldarm der Bienen. Füttert man sporenhaltigen Honig an gesunde Bienen, so kann man schon nach 5 Tagen die Darmzellen von Sporen durchsetzt finden. Die Entwicklung vollzieht sich also ebenso rasch wie bei der Pébrine. Der Mitteldarm verliert seine braunrötliche Färbung und wird je nach dem Grad der Infektion

mehr oder weniger milchweiß. Die Stärke der befallenen Völker nimmt rasch ab, und wenn die Königin auch infiziert ist, so geht das Volk binnen kurzer Zeit zugrunde. Im Frühjahr 1909 sind Tausende von Bienenvölkern auf diese Weise eingegangen. Die Krankheit ist offenbar weit verbreitet und wurde bisher hauptsächlich in Deutschland und England studiert.

Fantham und Porter beschreiben die Spore als 5-kernig. Der Amöboidkeim kriecht zweikernig aus. Im Gewebe der Biene vermehren sich die Keime intra- und intercellulär stark. Sie werden zu größeren, rundlichen, vielkernigen Gebilden oder bilden Ketten. Schließlich zerfallen diese in einkernige Stücke, aus denen weiterhin die Sporen entstehen.

Die „Ruhr" der Bienen ist durch sehr starke Infektion mit dem N. apis (Fig. 1112) bedingt; sie äußert sich im zeitigen Frühjahr durch starke Kotentleerungen innerhalb und außerhalb des Stockes. Die Kotmassen bestehen dann fast nur aus Nosemasporen. In durch die Ruhr geschwächten Völkern räubern die gesunden sehr gern und verschleppen so die Parasiten.

Nach Fantham und Porter läßt sich Nosema apis auch auf Mörtelbienen und Grabwespen übertragen.

### Gattung: **Paramyxa** Chatton.

### **Paramyxa paradoxa** Chatton.

Von besonderem Interesse ist ein eigenartiges Sporozoon, welches in seiner Entwicklungsgeschichte sich vollkommen den Cnidosporidien anschließt, aber die 4 in einem Pansporoblasten entstehenden Sporen sind nur aus 3 Zellen gebildet, wie die Fig. 1113 deutlich zeigt. Auch ist keine Spur von einer Polkapsel vorhanden.

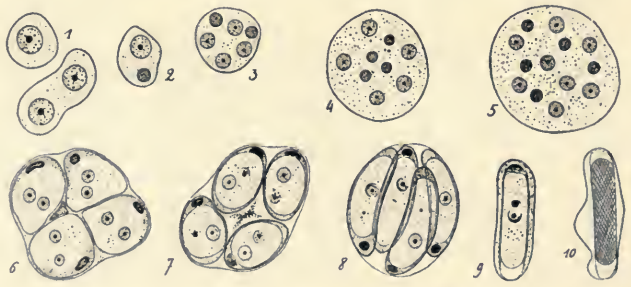



Fig. 1113. Paramyxa paradoxa Chatton. 1 Junge agame Individuen. 2 Junger Sporont mit 2 differenten Kernen. 3—4 Vermehrung der Kerne. 5 Reifer Sporont mit 8 bläschenförmigen und 5 massigen Kernen. 6 Zerfall in 4 Sporoblasten mit je einem (massigen) Schalenkern und 2 weiteren Kernen. Ein massiger Kern wird zum Restkern des Pansporoblasten. 7—8 Bildung der Sporen, in denen einer der bläschenförmigen Kerne zugrunde geht. 9—10 Reifung der Spore. (Nach Chatton.)

Es ist sehr bemerkenswert, daß bei der Reifung der Spore der eine der Kerne zugrunde geht, während von den anderen einer Schalenbildungskern ist, der zweite den Kern des Amöboidkeimes darstellt. Chatton faßt den zugrunde gehenden Kern als den Polkapselbildungskern auf, dessen Auftreten oder Verschwinden das Anzeichen einer früher vorhandenen, aber rudimentär gewordenen Polkapsel sei.

Chatton betrachtet vorläufig Paramyxa paradoxa, welche in der Larve eines noch unbestimmten marinen Polychäten schmarotzt, als Vertreter einer vierten, den Myxo-, Mikrosporidien und Actinomyxideen gleichzuordnenden Unterordnung der Cnidosporidien. Manche Autoren fassen Paramyxa mit einigen sonst den Haplosporidien zugerechneten Gattungen (so Anurosporidium) als Acnidosporidia zusammen, indem sie sie als durch den Mangel der Polkapsel und den Besitz einer Schalenbildungszelle charakterisiert ansehen.

### 3. Unterordnung.

### **Actinomyxidia** Stolc.

Die Actinomyxideen sind Sporozoen, von denen nur die der Sporulation vorangehenden Zustände, die Sporulation und die Sporen bekannt sind. Im erwachsenen Zustand entspricht der ganze Körper einem Pansporoblasten, welcher von einer Hülle umschlossen ist, und

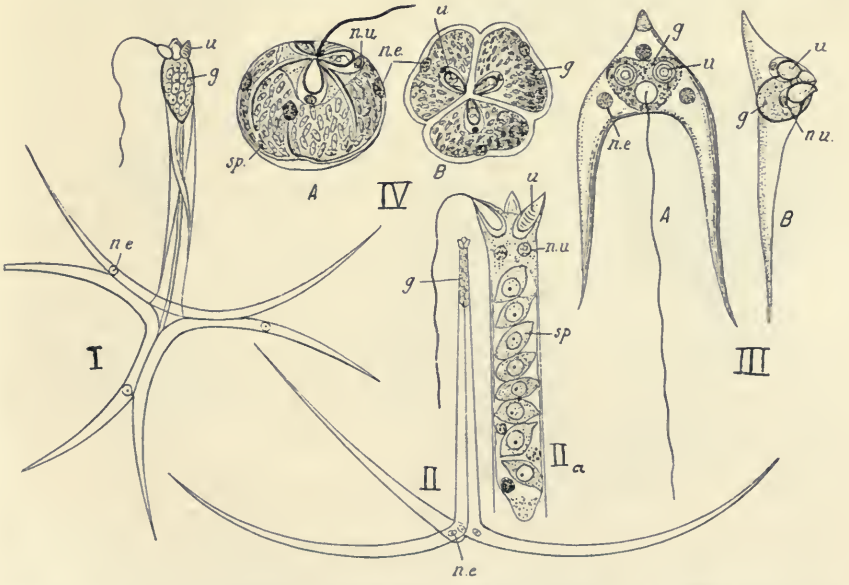



Fig. 1114 I—IV. Sporen verschiedener Actinomyxideen. I von Hexactinomyxon psammoryctis. Vergr. 450. II Triactinomyxon ignotum. Vergr. 250. IIa Keimmasse in dieser Spore, die Amöboidkeime und die Polkapseln zeigend. Vergr. 900. III Synactinomyxon tubificis. Vergr. 900. *A* Ansicht vom Polkapselfeld. *B* Profilansicht. IV Sphaeractinomyxon Stolci. Vergr. 900. *A* Seitenansicht der Spore. *B* Ansicht vom Polkapselfeld. *g* Keimmasse. *sp* Amöboidkeime. *n.e.* Schalenkern. *n.u.* Polkapselkern. *u* Polkapseln, einige davon mit ausgeschleudertem Spiralfaden. (I, II, III nach Stolc, IIa nach Léger, IV nach Caullery u. Mesnil, aus deren Abhandlung die ganze Abbildung entnommen ist.)

welcher im Innern stets 8 Sporoblasten enthält. Aus diesen entwickeln sich die dreistrahlig gebauten Sporen, welche je 3 Polkapseln enthalten. In letzteren ist ein deutlicher, ausschleuderbarer Polfaden vorhanden, oder es findet sich eine größere Anzahl von (mindestens 8) einkernigen Amöboidkeimen.

Sehr merkwürdig sind die Entwicklungsvorgänge, welche zur Entstehung der Sporen führen. Die jüngsten bekannten Stadien sind zweikernig; sie werden vierkernig, und zwei der entstandenen Zellen bilden eine Hülle, innerhalb deren die zwei anderen liegen. Diese beiden vermehren sich auf 4. Von den 4 Zellen bleiben 2 groß und ruhen eine Zeitlang, während die beiden anderen sich rasch auf 8 vermehren. Wir haben dann ein Stadium mit 8 kleinen und 2 großen = 10 Zellen im Innern der zweizelligen Hülle.

Im weiteren Verlauf teilen sich auch die 2 großen Zellen in 8 Nachkommen, so daß im Pansporoblasten schließlich 16 Zellen enthalten sind. Nach Caullery und Mesnil sind dies die Gameten. Sie vereinigen sich paarweise (Fig. 1116 A), wobei eine geringe, aber deutliche Verschiedenheit der Gameten in Kerngröße und Färbbarkeit des Plasmas sichtbar wird.

Nach der Verschmelzung dieser Anisogameten verwandelt sich die entstandene Zygote in den Sporoblasten und schließlich in die Spore um, deren also 16:2 = 8 im Pansporoblasten entstehen (Fig. 1115). In den 8 Sporoblasten erfolgen nun gleichzeitig die weiteren Umbildungsvorgänge. Der eine Kern teilt sich, und es entstehen zunächst 6 kleine Kerne und 1 großer. Die ersteren liefern die Hüllgebilde der Spore, der letztere das „Keimplasma", d. h. ihre Amöboidkeime. Die große Keimzelle vermehrt sich ausgiebig, so daß im Pansporoblasten 8 peripher gelegene Keimmassen entstehen, denen — noch vollkommen von ihnen getrennt — 8 zentral gelegene Sporenbildungszellmassen entsprechen (vgl. Fig. 1116 E). Die Keimmassen bestehen je nach den Arten aus 8, 32 oder vielen Zellen resp. einer Plasmamasse mit vielen Kernen (Fig. 1116 E *km*). Die 6 Zellen jeder Sporenbildungsmasse ordnen sich regelmäßig an (Fig. 1116 C), so daß 3 äußere die Hülle der Spore mit ihren 3 regelmäßig angeordneten Sektoren und 3 innere die Polkapseln bilden (Fig. 1116 D).

Fig. 1115. Sphaeractinomyxon Stolci Caull. u. Mesn. Ein Individuum zeigt die Pansporoblastenhülle, welche 8 Sporen einschließt. Vergrößerung 650. (Nach Caullery u. Mesnil.)

So entstehen also im Pansporoblasten 8 leere Sporen, neben denen (außerhalb der Hülle) die 8 Keimmassen liegen; die periphere Lage der letzteren an der äußeren Hülle des ganzen Gebildes wird als eine für die Ernährung der Fortpflanzungskörper nützliche Einrichtung aufgefaßt.

Ganz einzigartig ist die Tatsache, daß die Keimmasse nun schließlich in die fertige Sporenhülle einwandert, welche sie erst im Darm eines neuen Wirts verläßt.

Die Sporen der Actinomyxideen haben stets die nämliche dreizählige Symmetrie, doch sind sie bald kugelig, bald durch eigenartige lange Fortsätze bizarr (sternförmig, ankerförmig) gestaltet (Fig. 1114). Wir haben Grund, anzunehmen, daß die Fortsätze zur Verbreitung der Art durch Erhöhung der Schwebfähigkeit dienen, da solche Sporen im Plankton gefunden worden sind (durch Kofoid).

Alle bekannten Formen sind in Oligochäten aus der Familie der Tubificiden beobachtet worden, und zwar sowohl im Süß- als auch im Meerwasser Europas und Nordamerikas.

4 Gattungen: Hexactinomyxon Stolc (Fig. 1114 I), Triactinomyxon Stolc (Fig. 1114 II), Synactinomyxon Stolc (Fig. 1114 III), Sphaeractinomyxon Caullery und Mesnil (Fig. 1114 IV).

Fig. 1116 A—E. Sphaeractinomyxon C. u. M. Stadien der Sporenbildung. Vergr. 1150. A Kopulation der Anisogameten. B Weiterentwicklung der 8 Zygoten. Die 2 Pansporoblasthüllzellen sind deutlich zu sehen. C 6-zellige Sporenbildungsmasse einer Spore. D Dieselbe weiterentwickelt, zeigt 3 Hüllzellen und 3 Polkapselzellen (*pk*). E Schnitt durch einen fast reifen Pansporoblasten, in dem die vielkernigen Keimmassen (*km*) aber noch außerhalb der leeren Sporenhüllen (*sp*) liegen. *pk* Polkapsel. (Nach Caullery und Mesnil.)

Eine neu beschriebene Form Tetractinomyxon, die in vielen Punkten einfacher gebaut ist als die bisher bekannten Formen, scheint zwischen den Actinomyxideen und den Myxosporidien zu vermitteln, wenn sie nicht gar zu letzteren zu rechnen ist.

### Gattung: **Tetractinomyxon** Ikeda.

1912 Tetractinomyxon intermedium Ikeda, Studies on some Sporozoan parasites of Sipunculoids. I. The life history of a new Actinomyxidian. In: Arch. f. Protistenkunde. Vol. 25. p. 240.

Am Ende der Entwicklung dieses Leibeshöhlenparasiten des Sipunculiden Petalostoma minutum Kef. findet man einen etwa kugeligen Pansporoblasten von 20—25 μ Durchmesser, der in seiner zweikernigen Hülle 8 tetraëdrische Sporen einschließt, die 7—8 μ im Durchmesser erreichen. Sowohl die äußeren Hüllen der Sporen als des Pansporoblasten quellen beim Heranreifen auf. Die Sporen bestehen aus zwei tetraëdrischen ineinander steckenden Hüllen, der Ekto- und Endospore. An den 3 Ecken der Basis der Pyramide liegen 3 Ektosporenkerne, an der Spitze 3 Polkapseln von 5 μ Länge, mit je einem

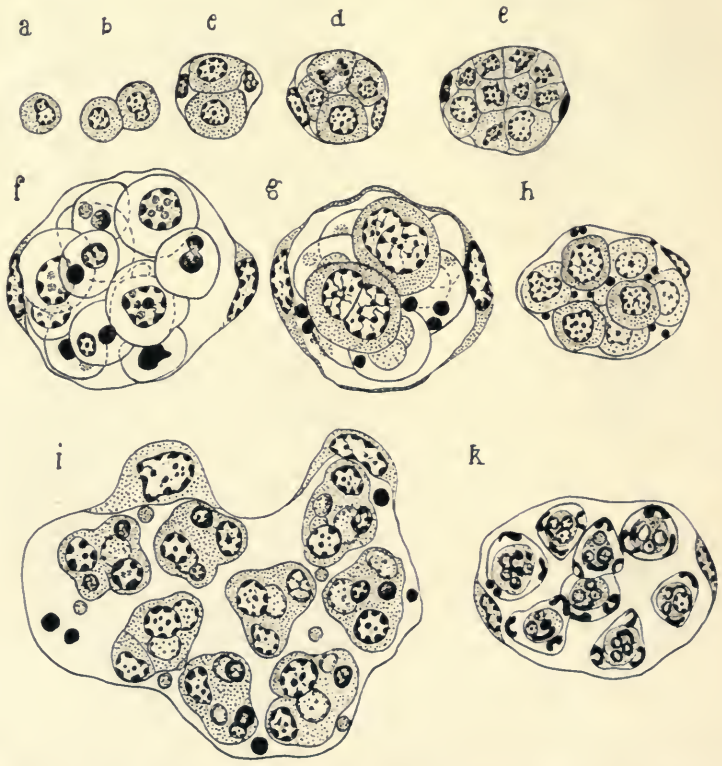



Fig. 1117 a—k. Stadien von Tetractinomyxon intermedium Ikeda. a Freies Sporoplasma. b Zwei vereinigte Sporoplasmen. c Bildung des Pansporoblasten, zwei Gametocyten umschlossen von einer zweikernigen Hülle. d Der Pansporoblast wird mehrzellig. e Zehnzelliger Pansporoblast mit den zwei Zelltypen. f Zwölfzelliger Pansporoblast mit den zwei Zelltypen. „Reduktionsteilungen". g Pansporoblast mit Gametenkopulation. h Pansporoblast mit den 8 Zygoten nach erfolgter Konjugation. i Pansporoblast mit Hüllzellen und den 8 auf verschiedenen Stadien der Entwicklung befindlichen Sporoblasten. k Pansporoblast mit 8 reifen, tetraëdrischen Sporen mit je 3 Polkapseln. Vergr. ca. 1500. (Nach Ikeda.)

Kern. Unter ihnen liegt das zweikernige Sporenplasma. Zu den aufgezählten 8 Kernen kommt noch ein Endosporenkern, der der Hülle der Endospore eng anliegt. Diese neunkernigen Sporen sollen sich im Körper des Wirts, in dem sie entstanden sind, öffnen und in ihm der multiplikativen Fortpflanzung dienen.

Ikeda sah im gleichen Wirt geöffnete Sporen und den Sporenkeimen absolut gleichende zweikernige nackte Keime. Letztere sollen sich zu je zweien aneinander legen, und indem zwei der aus jedem Paarling entstehenden Zellen eine Hülle bilden, entsteht ein zwei

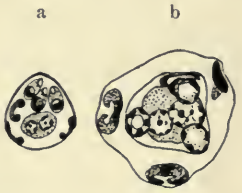



Fig. 1118 a u. b. Sporen von Tetractinomyxon intermedium Ik. a Spore von der Seite mit 3 Polkapseln, zweikernigem Sporenplasma und 3 Hüllkernen. b Spore von oben, mit Endospor und Exospor, 3 Polkapselkernen, zweikernigem Keim und 3 Hüllkernen. Vergr. a 1200, b 2000. (Nach Ikeda.)

innere Zellen enthaltender Pansporoblast. Die beiden inneren Zellen vermehren sich unter mitotischer Teilung ihrer Kerne auf je 8, also im ganzen 16 Zellen. Die Abkömmlinge der beiden inneren Zellen

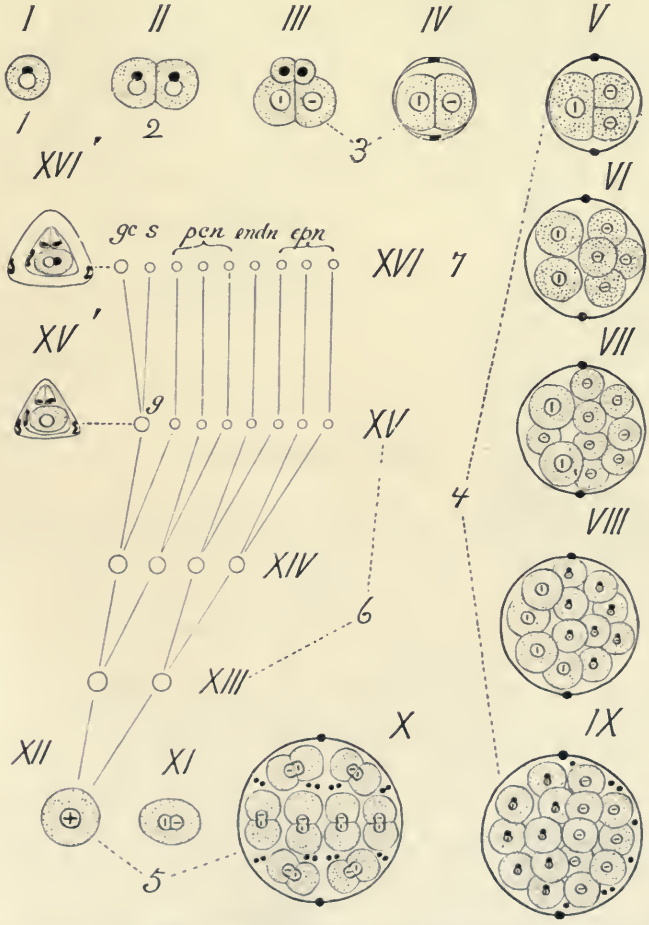



Fig. 1119 I—XVI. Bisher bekannter Entwicklungskreis von Tetractinomyxon intermedium. I—X Entwicklung des Pansporoblasten. VIII—X Reifung und Kopulation. XI—XVI Sporenbildung. (Schema nach Ikeda.)

haben einen eigenartigen, voneinander abweichenden Teilungsrhythmus. Ikeda unterscheidet sie daher als α- und β-Zellen. Zum Schluß sind also 8 α- und 8 β-Zellen vorhanden, welche nach Ikeda Gameten sind. Es reduzieren sich nämlich zuerst die α-Zellen, dann die β-Zellen durch Ausstoßung eines stark gefärbten Anteils, der aus den nunmehr als Gameten bezeichneten Zellen entleert wird. Dann kommt es zur paarweisen Kopulation der Gameten und zur Bildung eines Synkaryons in jeder Zygote.

Aus jeder Zygote bildet sich je eine der anfangs beschriebenen Sporen. Diese sind zunächst achtkernige Bildungen als Sporoblasten. Das Sporenplasma ist dann einkernig und wird erst vor Beginn des neuen Zyklus zweikernig.

So dient also bei dieser Art die gleiche Sporenbildung und Vermehrungsweise der Autoinfektion des Wirts und wohl der Propagation auf neue Wirte. Eine agame multiplikative Vermehrung ist nicht beobachtet worden.

Diese offenbar sehr übersichtliche Art erlaubte ihrem Untersucher gute Einblicke in Vorgänge, welche bei anderen Cnidosporidien sehr schwer zu untersuchen sind. Vielleicht sind sie zur Deutung der Erscheinungen bei anderen Cnidosporidien von großer Bedeutung. Doch sind die Tatsachen noch nicht hinreichend geklärt, um eine solche Deutung an dieser Stelle durchzuführen.

Ikeda schlägt folgende Einteilung der Actinomyxideen vor:

I. Simplicia — Tetractinomyxon.

II. Multiplicia — { Hexactinomyxon
Triactinomyxon
Synactinomyxon
Sphaeractinomyxon.

II. Ordnung.

## Sarcosporidia.

Unsere Kenntnis von den Sarcosporidien ist noch eine sehr mangelhafte. In vielen Beziehungen schließen sie sich direkt an die Mikrosporidien, besonders die Muskelparasiten unter diesen an; infolgedessen scheint es mir auch auf Grund unserer heutigen Kenntnisse gerechtfertigt, sie an dieser Stelle zu behandeln.

Sie besitzen eine schlauchförmige, ovale oder kugelige Gestalt und graue oder grauweiße Farbe.

Sie beginnen ihre Entwicklung als kleine schlauchförmige Gebilde intracellulär, und zwar fast ausschließlich in Muskelzellen. Diese schlauchförmigen Gebilde werden in der älteren Literatur als „Mieschersche Schläuche“ bezeichnet. Als Muskelparasiten kommen sie bei sämtlichen Wirten unter den höheren Säugetieren vor, dagegen wurden sie bei Beuteltieren an anderen Stellen gefunden. v. Wasielewski fand sie beim Känguruh in der Submucosa des Darms, S. T. Darling beim Opossum im Bindegewebe und Drüsengewebe, im Darmtrakt und in der Lunge.

Schon in frühen Entwicklungsperioden sind sie in zahlreiche kugelige Gebilde geteilt, die man früher als Pansporoblasten bezeichnete, indem man sie mit den entsprechenden Gebilden der Cnido-

sporidien verglich. Es scheint mir nicht ganz geklärt, ob solche nicht doch vorkommen. Vielleicht sind Pansporoblasten innerhalb der Gruppe in Rückbildung begriffen.

Schon sehr früh zeigen die Schläuche eine doppelte Hülle, die äußere kann manchmal weniger ausgeprägt sein, ist aber bei den älteren Stadien meist vorhanden. Die innere Membran ist dünn und hyalin, die äußere ist dick und von einer eigentümlichen Struktur. Sie besteht nämlich vielfach aus zahlreichen parallelen Stäbchen, welche senkrecht zur Oberfläche stehen (oder vielleicht richtiger, sie ist von zahlreichen Porenkanälchen durchbohrt); dies ergibt auf Schnitten das Bild einer Streifung oder eines Wimperbesatzes (Fig. 1123, 1126 u. 1128), wie die Struktur von früheren Beobachtern auch gedeutet wurde. Wir kennen ganz ähnliche Strukturen bei Cnidosporidien und können auf Grund der dort gemachten Befunde die beiden Schichten für Differenzierungen des Ektoplasmas halten. Laveran und Mesnil haben sich allerdings wiederum für die Deutung der Hülle als einer aus feinen Filamenten sich zusammensetzenden Bildung ausgesprochen.

Fig. 1120. Sarcocystis tenella (R.). Kleiner Schlauch aus der Beinmuskulatur der Maus. Hervorgegangen aus Verfütterung von Sporen des Hammelsarcosporids an eine Maus. Vergr. ca. 650. (Nach Erdmann aus Hartmann.)

Die Dicke der Wand erlaubt es meist, die Sarcosporidienschläuche ohne Schwierigkeit aus dem umgebenden Gewebe herauszupräparieren. Sie erreichen eine beträchtliche Größe; beim Schaf werden sie oft 16 mm lang, beim Reh hat man solche von 50 mm gefunden.

Nach Erdmann werden bei der Verfütterung von Sporen an empfängliche Tiere durch die Wirkung des Toxins der Sarcosporidien (s. unten S. 1065) die Darmepithelien zerstört. In Darmzellen und dem Lumen von Blutgefäßen fand sie bei Infektionsversuchen kleinste Stadien, welche sie für Schizogoniestadien hält, die möglicherweise aus den der Spore entstammenden Formen entstanden seien. Die Schizonten sollen sich in amöboide, wandernde Stadien umwandeln.

Durch die Darmwände dringen dann die einkernigen amöboiden Keime in die Lymphbahnen und gelangen ins Fettgewebe, schließlich in die Muskulatur der Wirte. Die jungen Sarcosporidien sind viel-

fach mehrkernig, was auf Vermehrungsvorgänge hindeutet. In der Muskelzelle findet man die jüngsten Stadien als amöbenähnliche Gebilde, welche wachsen, vielkernig werden, sich in die Länge strecken und so zu den typischen Schläuchen werden. Diese erfüllen sich innerhalb des grob vakuolisierten Plasmas mit zahlreichen, einkernigen Protoplasmakugeln (Fig. 1126). Sie, die man wohl immer noch mit Pansporoblasten vergleichen kann, nennt Erdmann Primärzellen. Sie sollen locker nebeneinander liegen. Aus ihnen sollen die eng aneinanderliegenden, polygonal sich abplattenden Sporoblastenmutterzellen entstehen. Durch reichliche Vermehrung sollen diese wieder die zahlreichen Sporoblasten liefern. Aus letzteren sollen endlich als letztes Stadium die Sporozoiten oder richtiger Sporen entstehen.

Bisher wurde allgemein angenommen, daß sich bei der Sporenbildung Pansporoblasten bildeten, worauf ja die Abbildungen Fig. 1123, 1130 und 1132 hinzuweisen schienen. Die Kugeln, welche man für solche hielt, haben ein feingranuliertes Plasma, je einen kleinen Kern und enthalten metachromatische Körner, deren Substanz wohl mit Volutin (vgl. S. 108) zu identifizieren ist.

Jetzt nimmt man nach den Untersuchungen von Negri, Erdmann u. a. an, daß die Kugeln als Sporoblasten zu bezeichnen sind, aus denen direkt die Sporen hervorgehen (bei Sarcocystis muris, S. tenella). Die Sporoblasten vermehren sich durch Teilung, und auf

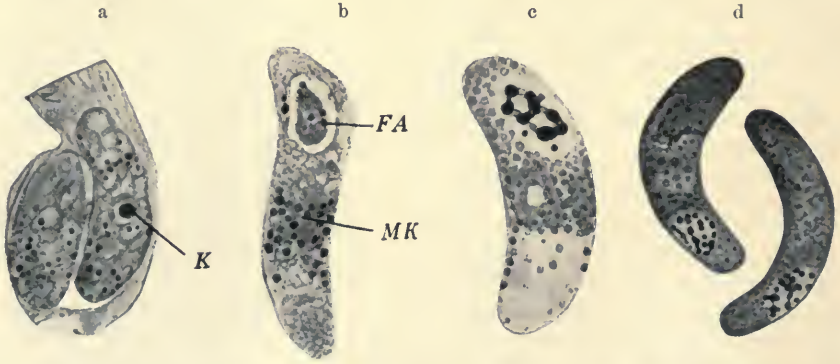



Fig. 1121 a—d. Sichelkeime (Sporen) aus der Cyste von Sarcocystis tenella; a und b nach Erdmann, c und d nach Teichmann. a Jüngere Sicheln (*K* das von Erdmann für den Kern gehaltene Gebilde). b Ausgewachsene Sichel (*MK* metachromatische Körner, die den Kern verdecken sollen, *FA* das als Fadenapparat gedeutete Gebilde). c zeigt deutlich am hinteren Ende die granulafreie Zone. Am Vorderende das für den Kern gehaltene Gebilde, das Erdmanns Fadenapparat entspricht. d Zwei aus c durch Teilung entstandene „Sporozoiten". Die Chromatinkörnchen am vorderen Ende sollen von dem kernartigen Gebilde in c abstammen (Amitose).

diese Weise kann also das Sarcosporid noch während der Sporulation beträchtlich wachsen. Ja während im Zentrum des Schlauchs die Reifung der Sporen schon beginnt und von der Mitte nach den Polen zu fortschreitet, kann an letzteren der Schlauch durch Vermehrung der Sporoblasten noch weiterwachsen.

Aus jedem der Sporoplasten geht also eine meist sichelförmige Spore hervor; die Sporen wurden früher als Raineysche Körperchen bezeichnet. Nach Negri soll jeder Sporoblast sich in zwei sichelförmige Keime teilen. Die Bildung der Sporen schreitet von der

Mitte zu den Enden des Schlauchs fort. Sie erhalten allmählich eine festere Membran, an dem einen Pole eine hellere Blase, deren Deutung, wie wir sogleich sehen werden, noch strittig ist.

Die Kernverhältnisse bei der Sporenbildung sind noch unklar. Ob der eine Kern des Sporoblasts sich wie bei gewissen Mikrosporidien noch zur Sporenbildung vermehrt, ob geschlechtliche Vorgänge vorkommen etc., all das ist noch unbekannt.

Vor allem muß ich hier aber nochmals hervorheben, daß es mir nicht ausgemacht erscheint, ob bei allen Sarcosporidien Pansporoblasten fehlen. Die Figg. 1123, 1130 u. 1132 sehen zu sehr nach solchen aus. Es ist nicht unmöglich, daß, wie bei den Mikrosporidien, Formen mit Pansporoblast und Formen ohne solchen vorkommen (vgl. Monosporogenea S. 1048).

Im Zentrum großer Sarcosporidienschläuche findet man merkwürdigerweise die Reste der Pansporoblasten leer vor. Es wird daher vielfach angenommen, daß dort die Sporen zugrunde gehen (?) oder ausschlüpfen, während das Wachstum an den Enden weiter fortschreitet.

Manche Autoren, so Negri, v. Betegh, Teichmann nehmen an, daß die fertig geformten Sporen (eventuell die jungen Sporen?) noch zu Teilungen fähig seien. Teichmann beschreibt sogar von ihm als Kernteilungserscheinungen gedeutete Bilder.

Wie bei den Mikrosporidien scheint die Form der Spore bei einer Art nicht immer ganz konstant zu sein, indem die eng zusammengepackten Sporen sich während der Entwicklung gegenseitig deformieren. Meist sind sie bohnen-, nieren- oder sichelförmig und sehr klein: 3—12 μ lang und 1—5 μ breit.

Einige Autoren haben in den Sarcosporidiensporen eine Polkapsel oder ein ähnliches spiral gestreiftes Gebilde zu sehen geglaubt. Die abgebildeten Strukturen am einen Pol der Sporen und die diesen anhängenden Fäden beweisen jedenfalls nichts für eine „cnidosporidienähnliche“ Beschaffenheit der Spore (Fig. 1130 C). Im allgemeinen werden von den Autoren Sporen und Sporoblasten als einkernig bezeichnet. Das würde auch gegen das Vorhandensein von Polkapseln sprechen. Doch werden neuerdings wiederum Angaben sogar über die Ausstoßung von Polfäden gemacht. Die neuesten Untersucher, so Rh. Erdmann und Teichmann, widersprechen sich in ihren Angaben über die Kern- und Polkapselverhältnisse bei den Sarcosporidien direkt. Während Erdmann einen Fadenapparat und einen zentral gelegenen Kern, der von metachromatischen Körnern umgeben ist, beschreibt, sieht Teichmann an Stelle des ersteren den Kern und erkennt keinen Fadenapparat an. Manche Untersucher glauben in dem angeblichen Polfaden der Sarcosporidienspore einen Schleimfaden erblicken zu dürfen. Sollten nicht etwa die neueren Untersuchungen über Mikrosporidien und über Paramyxa (s. S. 1048 und 1054) den Schlüssel zu diesen Widersprüchen bieten, indem es sich in den Sarcosporidien auch um Cnidosporidien handelt, deren Fadenapparat in der Degeneration begriffen und daher bald mit größerer, bald mit geringerer Deutlichkeit nachweisbar ist?

Bei manchen Formen wurden bisher noch keine derartigen mit fester Hülle umschlossenen Sporen gefunden, sondern nackte sporenartige Gebilde, welche auch zu Bewegungen befähigt sein sollen. Minchin bezeichnet die mit fester Hülle umschlossenen Sporen als Chlamydosporen, die nackten als Gymnosporen. Nach seiner Ansicht

dienen die ersteren zur propagativen, die letzteren zur multiplikativen Vermehrung. Doch ist dies noch ganz hypothetisch, da bisher bei je einer Art nur eine Art von Sporen gefunden wurde.

Da selbst die Morphologie der Tiere und ihrer Sporen noch strittige Punkte enthält und ungenau bekannt ist, so kann es nicht verwundern, daß wir von der frühen Entwicklung, der Infektion, von einer etwaigen multiplikativen Fortpflanzung und von geschlechtlichen Vorgängen noch gar nichts Sicheres wissen.

Ueber die Infektionsweise stehen sich zwei Theorien gegenüber; während die einen vermuten, daß sie durch den Magendarmkanal erfolge, glauben die anderen einen Zwischenwirt oder Ueberträger annehmen zu müssen. Es ist bemerkenswert, daß viele der Wirte Pflanzenfresser sind, in welche die in den Muskeln steckenden Sporen ja nur schwer gelangen könnten.

Doch wird von einigen Autoren von gelungenen Infektionsversuchen berichtet, welche nach Verfütterung von sporenhaltigem Material erfolgten. Die experimentellen Untersuchungen der letzten Jahre haben erwiesen, daß die Infektion in gewissen Fällen sicher vom Magen und den anschließenden Darmteilen aus erfolgt; so z. B. bei der Maus.

Th. Smith verfütterte mit Sarcosporidien infizierte Muskulatur der Maus an gesunde Mäuse; nach 45 Tagen fanden sich junge Schläuche, nach 90 Tagen solche mit Sporoblasten, später solche mit Sporen. Dies wurde durch M. Koch bestätigt. Dann fand Negri, daß Sarcocystis muris auf Ratten, Kaninchen und Meerschweinchen übertragen werden kann, Rh. Erdmann, daß S. tenella vom Hammel auf die Maus durch Verfütterung übertragbar ist.

Jedenfalls werden die Wirte mit den Sarcosporidien schon in der Jugend infiziert; man findet sie häufig bei jungen Lämmern; Bertram fand die jüngsten Sarcosporidienzustände, welche überhaupt bisher beschrieben wurden, in einem Lamm von 8 Monaten.

Die Ernährung der Sarcosporidien geht offenbar wie die der übrigen Zellschmarotzer durch Osmose vor sich.

Bewegung ist an den erwachsenen Formen nicht nachgewiesen worden; die Bewegungen, welche man an den Sporen gesehen haben will, haben wir oben schon erwähnt.

Sarcosporidien sind bisher ausschließlich bei Wirbeltieren gefunden worden, und zwar vorwiegend bei Säugetieren. Bei einigen Haustieren sind sie recht häufig: Bei Schafen und Schweinen wurden sie in etwa 98 Proz. der untersuchten Fälle gefunden. Sie wurden aber auch bei Pferden, Rindern, Büffeln, Mäusen, Ratten, Kaninchen, Hunden, Katzen, Hirschen, Rehen, Seehund, Lama, Känguruh, Opossum, anderen Beuteltieren und Affen und einigemale selbst beim Menschen nachgewiesen. Außerdem bei einigen Vögeln (Hühnern, Enten, Elstern) und Reptilien (Platydactylus mauretanicus, Lacerta muralis etc.).

Sie kommen fast ausschließlich im Muskelgewebe vor, doch können sie im Lauf der Entwicklung ins Bindegewebe geraten. In den infizierten Muskelzellen veranlassen sie eine Verdickung, aber keine sonstige bemerkbare Reaktion. Die Querstreifung bleibt lange intakt, wie wir das ja auch bei Cnidosporidieninfektionen kennen lernten. Allmählich wird beim fortgesetzten Wachstum die Muskelzelle zerstört.

Erreicht das Einzelindividuum in seinem Wachstum die Größe einer Muskelzelle, so gerät es aus ihr heraus und wird inter-

cellulärer Gewebeparasit. Meist wird es sodann von einer Cyste umschlossen.

Solche Cysten bilden sich mit Vorliebe im Oesophagus (Fig. 1122), auch im Darm, auf der Pleura, im Peritoneum. Sie erreichen z. B. bei Sarcocystis tenella einen Durchmesser von 16 mm, beim Sarcosporid des Rehs 55 mm.

Ueberhaupt sind die Muskelgruppen, welche dem Magendarmkanal benachbart sind, Prädilektionsstellen für die Sarcosporidieninfektion, ähnlich wie dies bei der Trichinosis sich verhält. Es kommen dabei vor allem die Bauchwandmuskeln, das Diaphragma, der Psoas, die Muskeln des Schlundes und der Zunge, des Kehlkopfs, aber auch die Augenmuskeln in Betracht.

Fig. 1122. Querschnitt durch den Oesophagus eines Rindes (natürliche Größe) mit Cysten von Sarcocystis Blanchardi. *a, b, c, d, e* in der äußeren Muskelschicht, *f, g, h* in der inneren Muskelschicht. (Nach van Eecke aus Wasielewski.)

Angeblich soll nach der Sprengung der Wirtszelle statt der Cystenbildung auch diffuse Infiltration entstehen können. Es soll dann „der entwicklungsfähige Inhalt" des Sarcosporidienschlauches die Nachbarschaft überschwemmen und zu ausgedehnter Tumorenbildung Anlaß geben. Nach der Auffassung Minchins sind die Träger dieser multiplikativen Fortpflanzung die Gymnosporen. Er findet eine Bestätigung seiner Ansicht in der Tatsache, daß in den Fällen, in welchen man multiplikative Fortpflanzung auf Grund der weitgehenden Ueberschwemmung der Wirtsorganismus mit Sarcosporidien annehmen muß (bei Sarcocystis muris), gerade Gymnosporen nachgewiesen wurden. Nicht selten ist Verkalkung von Sarcosporidienschläuchen beobachtet worden.

Die Sarcosporidien treten nach verschiedenen Beobachtungen in Viehherden endemisch auf.

Sie verursachen Krankheiten der befallenen Tiere. Bei Schweinen z. B. wurde Lähmung der hinteren Extremitäten, Krankheitssymptome verschiedener Art, auch Fieber festgestellt. Bei Mäusen wurde eine Epidemie mit raschem Tod der Infizierten nachgewiesen.

Die krankheiterregende Wirkung der Sarcosporidien wird hauptsächlich auf von ihnen erzeugte toxische Substanzen zurückgeführt, seit wir durch die Untersuchungen von Pfeiffer, Kasparek, Laveran, Mesnil, Rievel u. Behrens wissen, daß der Glyzerinextrakt von Sarcosporidienschläuchen bei Injektion in Kaninchen tödliche Symptome hervorruft. Kleine Dosen verursachen Fieber, größere Kollapserscheinungen und nach einigen Stunden den Tod nach starker Diarrhöe. Laveran und Mesnil nannten das den Bakterientoxinen ähnliche Gift Sarkocystin und stellten fest, daß es auf andere Tiere keine oder geringe Wirkung ausübt. Rievel und Behrens fanden, daß es sich um ein Nervengift handelt, welches vorwiegend in der Gehirnsubstanz gespeichert wird. Nach Teichmann wird es im Zentralnervensystem an die Lipoide gebunden. Es ist ein echtes Toxin (Sarcosporidiotoxin), eine thermolabile, filtrierbare Substanz, die nur für Kaninchen toxisch ist. Kaninchen lassen sich gegen dies Gift immunisieren, durch ihr Serum läßt sich die Immunität passiv übertragen.

Die Systematik einer noch so ungenügend erforschten Gruppe ist natürlich sehr im Argen. Ein Versuch von Blanchard, die bekannten Arten zu ordnen, hat sich als unhaltbar erwiesen, da spätere Untersuchungen erwiesen, daß in der Entwicklung eines Individuums Formen vorkommen können, welche nach Blanchard verschiedenen Gattungen oder gar Familien angehört haben würden. Es sind eine größere Anzahl von Arten benannt und beschrieben worden, welche aus praktischen Gründen wohl vorläufig beibehalten werden dürfen. Doch haben die Infektionsversuche (vgl. S. 1064, 1070 und 1074) bewiesen, daß in verschiedenen Wirten die Arten abändern, so daß die Artgrenzen der bisher meist nach den Wirten definierten Sarcosporidien wenig gesichert erscheinen.

Die Ordnung wird daher im nachfolgenden nur durch eine Gattung vertreten.

## Gattung: **Sarcocystis** Lankester.

### 1. Sarcocystis miescheriana (Kühn).

1865 Synchytrium miescherianum Kühn, in: Mitteil. des Landwirtschaftl. Inst. Halle. p. 68.
1899 Sarcocystis miescheriana Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 116. (Daselbst Literatur.)

Die Schläuche dieser Arten können 500 μ bis 4 mm Länge und bis 3 mm Breite erreichen. Das Ektoplasma ist sehr deutlich gestreift.

Das Entoplasma ist stark granuliert und enthält zahlreiche stark lichtbrechende Fetttropfen (Fig. 1123).

Die „Pansporoblasten“ messen 5—6 μ. Sie sind durch ziemlich feste Maschen der Grundsubstanz, welche vollkommen abgeschlossene Kammern um sie bildet, voneinander getrennt.

In den „Pansporoblasten“ teilen sich die Kerne, es entstehen zahlreiche Sporoblasten; diese sind einkernig; sie sind zunächst kugelig (Fig. 1123*a*); im Verlauf der Entwicklung erhalten sie eine deutliche Membran, das Plasma zieht sich in den einen Teil der Kugel zurück (Fig. 1123*b*), dann werden sie ällmählich bohnenförmig und schließlich fast wurstförmig gebogen, wobei bläschenförmige stark lichtbrechende Gebilde in ihrem Innern auftreten (Fig. 1123*b—c*). Teilungen der jungen Sporen wurden auch bei dieser Form von Manz und Negri gesehen (vgl. Fig. 1123*d*).

Nicht selten fallen die Schläuche in den infizierten Tieren mit der Zeit dem Untergange anheim; es wandern dann zahlreiche Leukocyten (nach Bertram) ein, die Gerüstsubstanz und die zerfallenden Sporen werden allmählich beseitigt. Während des Zerfalls lagern sich gar nicht selten Kalksalze in den Schläuchen oder in ihrer Umgebung ab (Fig. 1125).

Die Art schmarotzt in den Muskeln des Schweines (Sus domesticus), und zwar ist sie in einzelnen Gegenden sehr häufig, so daß sie z. B. von Kühne in 98,5 Proz. aller untersuchten Schweine gefunden wurde. Sie soll in Gegenden mit reinlicher Stallwirtschaft viel seltener sein.

Man findet sie vorwiegend in den Kehlkopf-, Zwerchfell- und Zwischenrippenmuskeln, außerdem in den Muskeln der Lenden, des Rumpfes, der Augen und des Herzens (vgl. Fig. 1124).

Ob die Infektion eine Erkrankung der Tiere bedingt, ist strittig. Aber es kann jedenfalls nicht geleugnet werden, daß bei hochgradiger Infektion, besonders in der Einwanderungsperiode, ebenso Störungen eintreten müssen wie z. B. bei der Trichinose, was schon L. Pfeiffer hervorhob. Ob aber tatsächlich die bei Schweinen nicht selten auftretenden interstitiellen Muskelentzündungen durch Sarcosporidien verursacht sind, ist noch keineswegs erwiesen. In manchen Fällen wurden Lähmungen, besonders der hinteren Extremitäten, auf später nachgewiesene starke Sarcosporidieninfektion ihrer Muskulatur zurückgeführt.

Uebertragung usw. ist noch vollkommen rätselhaft.

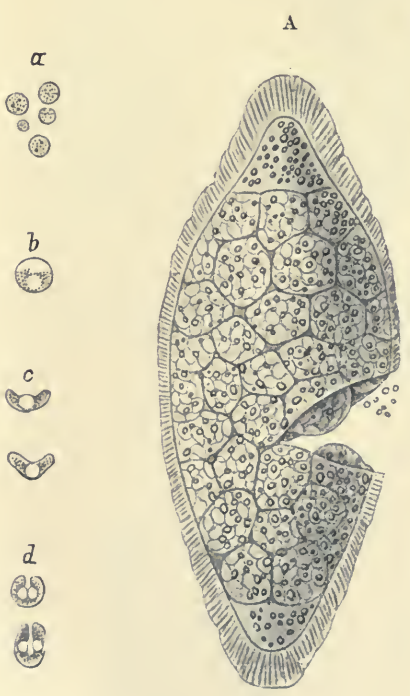



Fig. 1123.

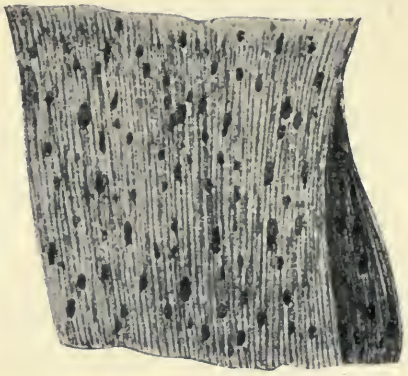


Fig. 1124.

Fig. 1125.

Fig. 1123. Sarcocystis miescheriana (Kühne). A Erwachsener Schlauch, welcher aus der Muskelfaser herauspräpariert ist; an der rechten Seite ist die radiär gestreifte Hülle eingerissen und zeigt die „Pansporoblasten" nackt. *a—d* Entwicklung der Sporen aus den Sporoblasten. (Aus Wasielewski nach Manz.)

Fig. 1124. Sarcocystis miescheriana in der Muskulatur des Schweines. (Natürliche Größe.) (Nach Schneidemühl.)

Fig. 1125. Sarcocystis miescheriana in der Muskulatur des Schweines, verkalkt. (In natürlicher Größe.) (Nach Schneidemühl.)

## 2. Sarcocystis Bertrami Doflein.

1872 Siedamgrotzky, in: Wochenschr. f. Tierheilk. u. Viehzucht. Vol. 16. p. 97.
1892 Bertram, in: Zool. Jahrb. Anat. Vol. 5. p. 10.
1899 Labbé, in: Tierrreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 116. (Daselbst Literatur.)
1901 Doflein, in der 1. Aufl. dieses Buches.

Ich hielt es für geeignet, dieser allerdings noch ungenügend charakterisierten Art um der präziseren Bezeichnung willen einen Speciesnamen zu geben, und benannte sie zu Ehren desjenigen Forschers, welcher in dem Jahrzehnt 1890—1900 fast den einzigen Fortschritt auf dem Gebiet der Sarcosporidienkunde gebracht hatte.

Die Art scheint nach den Beschreibungen S. miescheriana sehr nahezustehen. Die Schläuche erreichen eine Länge von 9—10 mm. Auch hier findet sich die Stäbchenstruktur der Cuticula und die Kammerung des Schlauches.

Die „Pansporoblasten" haben einen Durchmesser von 6 μ. In ihnen entstehen zahlreiche Sporen, welche nach van Eecke, dessen Arbeit mir leider nicht zugänglich war, einen Fadenanhang besitzen sollen (?). Sie sollen nierenförmig gestaltet sein.

Die Art ist wiederholt im Muskel- und Bindegewebe des Pferdes (Equus caballus L.) gefunden worden.

Bei der Infektion sollen ziemlich hochgradige Zerstörungen der Muskeln vorkommen; gleichzeitig fand sich eine chronische interstitielle Myositis, welche von einzelnen Autoren auf die Sarcosporidien zurückgeführt wird. In dem Falle handelte es sich um Muskeln der vorderen Extremitäten; häufiger wird der Parasit in der Schlundmuskulatur angetroffen, ohne besondere Erscheinungen hervorzurufen.

Sarcocystis Bertrami soll auch nach einigen Autoren der Erreger der sog. Eisballenkrankheit der jungen Pferde sein. Es liegen jedoch keine hinreichend genauen Untersuchungen vor, um diese Annahme als gesichert erscheinen zu lassen.

### 3. Sarcocystis tenella Railliet.

1886 Sarcocystis tenella + Balbiania gigantea (part.) Railliet, in: Bull. et Mém. de la Soc. centr. de Méd. vét. p. 130.
1899 Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 117. (Literatur.)
Vgl. hierzu auch die Arbeiten von Rhoda Erdmann 1910 u. 1911. (S. Lit.-Verz.)

Die Schläuche dieser Art schwanken in der Größe zwischen 40 μ und 2 cm.

Während die jüngsten Stadien nackt sind, dann nur eine dünne Hülle zeigen (Fig. 1126 C), besitzen die etwas älteren schon das typische gestrichelte Ektoplasma (Fig. 1126 A u. B). Bei alten Exemplaren kann dieses eine Dicke von 4 μ erreichen.

In großen Cysten findet man gewöhnlich die zentralen Teile verödet, indem nur noch die Kammerung vorhanden ist, die Sporen dagegen fehlen.

Die Sporoblasten messen 4—5 μ im Durchmesser. Die Sporen, welche sehr klein sind, haben eine nierenförmige Gestalt. Die Sporen sollen bisweilen auch Fäden tragen (?). Die Entwicklung dieser Art ist oben in der allgemeinen Einleitung nach den Experimenten von Erdmann geschildert (S. 1061). Sie verläuft ganz entsprechend derjenigen von S. muris.

Die Art schmarotzt bei dem Schaf (Ovis aries) und ist bei diesem sehr häufig (98 Proz. in manchen Gegenden).

Außer in den Muskeln des Schlundes, wo sie hauptsächlich vorkommt (Fig. 1127), kommt sie auch in zahlreichen anderen Muskeln vor; nach Bertram findet man Sarcocystis tenella in den Zungen-, Kau-, Schlundkopf-, Kehlkopf-, Schlund-, Nacken-, Zwischenrippen-, Zwerch-

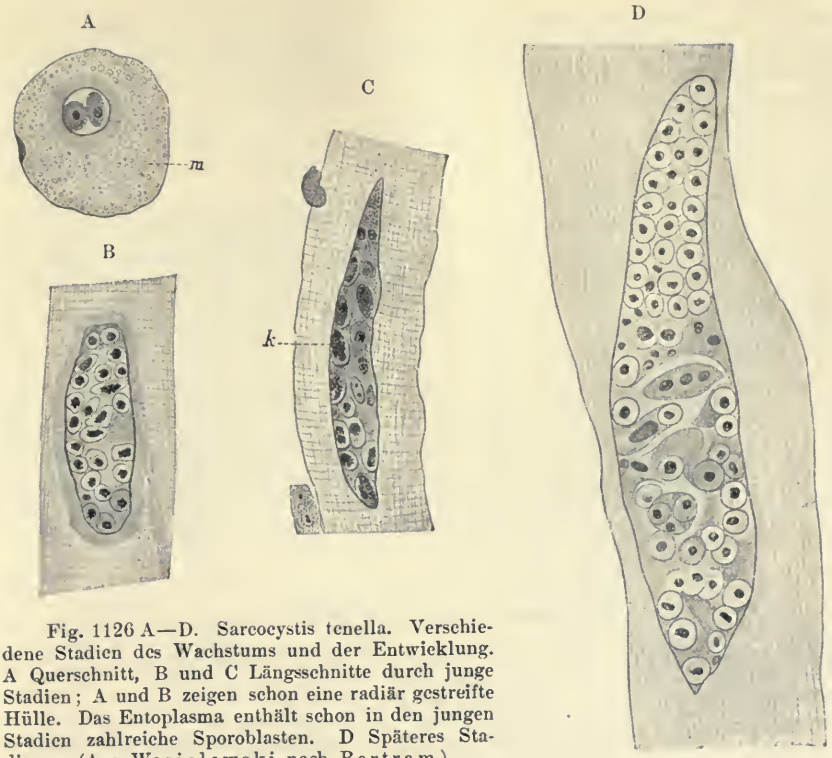



Fig. 1126 A—D. Sarcocystis tenella. Verschiedene Stadien des Wachstums und der Entwicklung. A Querschnitt, B und C Längsschnitte durch junge Stadien; A und B zeigen schon eine radiär gestreifte Hülle. Das Entoplasma enthält schon in den jungen Stadien zahlreiche Sporoblasten. D Späteres Stadium. (Aus Wasielewski nach Bertram.)

Fig. 1127.

Fig. 1128.

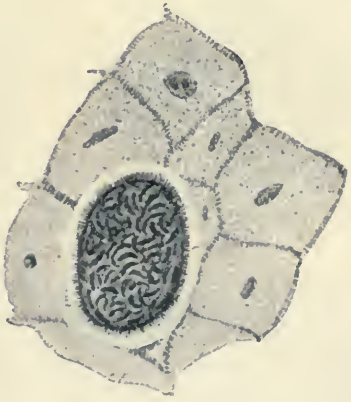


Fig. 1127. Sarcocystis tenella in der Oesophaguswand des Schafes. (Nach Schneidemühl.)

Fig. 1128. Sarcocystis tenella in einer Purkinjeschen Zelle des Herzens vom Schaf. (Nach Schneidemühl.)

fell-, Herz-, Bauch- und Lendenmuskeln. Die größeren Formen fanden sich nur in der Kehlkopf-, Pharynx-, Schlund-, Zungen- und Gaumensegelmuskulatur; auch in den Augenmuskeln kommen kleine Schläuche vor.

Von einem gewissen Interesse ist das Vorkommen von Sarcocystis tenella in den Purkinjeschen Fasern des Herzmuskels (Fig. 1128).

Es sind verschiedentlich Todesfälle bei Schafen auf Erstickung infolge der großen Ausdehnung von Sarcosporidiengeschwülsten in der Nachbarschaft der Atemwege zurückgeführt worden. Auch hat man das massenhafte Vorkommen im Herzen, wohl mit Recht, als bedeutende Schädigung, eventuell als Todesursache der Schafe betrachtet.

Von besonderem Interesse ist die Tatsache, daß es gelingt, S. tenella mit infiziertem Hammelfleisch an Mäuse zu verfüttern. Nach 2—3 Monaten findet man in der Muskulatur der letzteren dann die Schläuche vor, welche allerdings in dem neuen Wirt viel kleiner sind, als im Schaf, und eine dünne spindelförmige Gestalt im Gegensatz zur ovalen der ursprünglichen Form angenommen haben.

### 4. Sarcocystis Blanchardi Doflein.

1892 van Eecke, in: Jaarsverslag d. path. Inst. zu Weltewreden. Batavia. p. 37–87.
1899 Sarcocystis Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 119.
1901 Doflein, in der 1. Aufl. dieses Buches.

van Eecke hat in einer mir nicht zugänglichen Arbeit Stadien einer Sarcocystisart beschrieben, welche bisher nicht bekannt ist, und welcher ich aus denselben Gründen, wie sie oben S. 1068 angeführt wurden, den Namen Sarcocystis Blanchardi gebe.

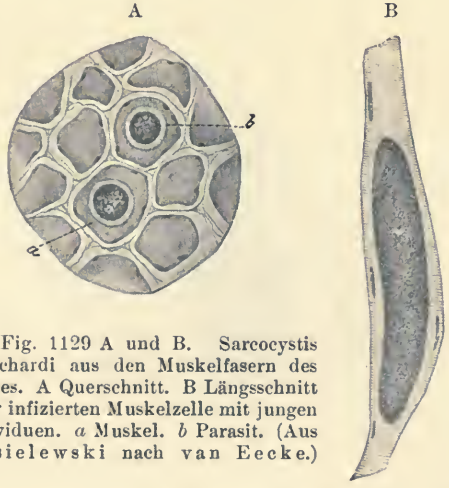



Fig. 1129 A und B. Sarcocystis Blanchardi aus den Muskelfasern des Rindes. A Querschnitt. B Längsschnitt einer infizierten Muskelzelle mit jungen Individuen. *a* Muskel. *b* Parasit. (Aus Wasielewski nach van Eecke.)

Die Beschreibungen van Eeckes scheinen, nach den Referaten zu schließen, nicht ganz exakt zu sein. Seine Abbildungen sind aber sehr instruktiv; ich gebe daher Reproduktionen von einigen derselben aus Wasielewskis Sporozoenkunde (Fig. 1129 und 1130).

Sie scheinen mir keiner weiteren Erläuterung zu bedürfen.

Die Art wurde beobachtet in Bubalus sp., einer der in Java domestizierten Büffelarten.

Sie scheint aber identisch zu sein mit der Sarcocystisart, welche bei uns nicht selten die Rinder befällt. Sie scheint bei diesen auch alle Muskeln befallen zu können; schon Siebold und Hess-

ling hatten sie im Herzmuskel der Rinder gesehen, Sanfelice fand sie in der Zunge bei sizilianischen Rindern fast regelmäßig.

Jedenfalls ist aber die Art uns sehr ungenau bekannt, da keiner der Untersucher exakte Angaben über Größenverhältnisse usw. macht.

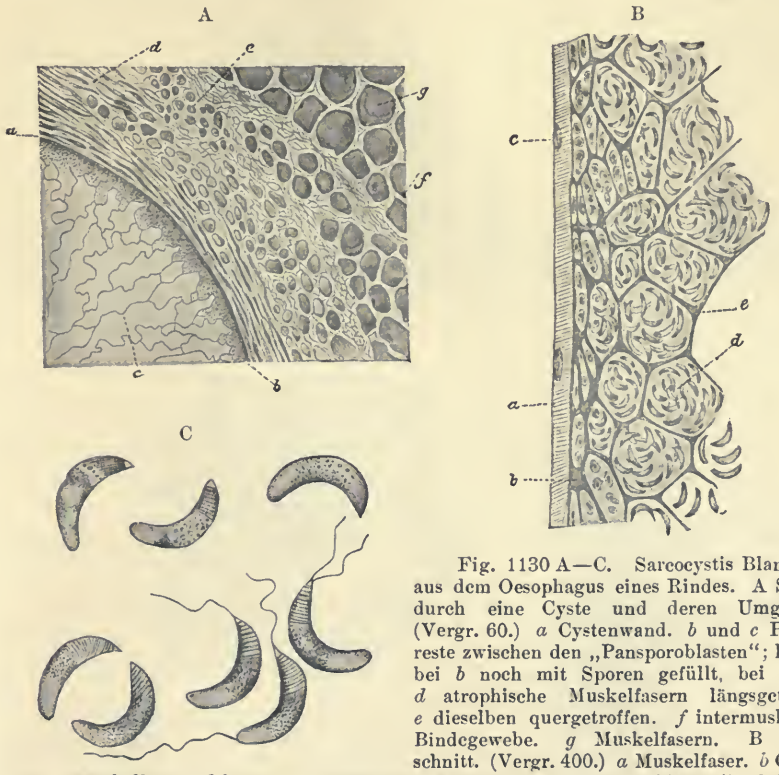



Fig. 1130 A—C. Sarcocystis Blanchardi aus dem Oesophagus eines Rindes. A Schnitt durch eine Cyste und deren Umgebung. (Vergr. 60.) *a* Cystenwand. *b* und *c* Plasmareste zwischen den „Pansporoblasten"; letztere bei *b* noch mit Sporen gefüllt, bei *c* leer. *d* atrophische Muskelfasern längsgetroffen. *e* dieselben quergetroffen. *f* intermuskuläres Bindegewebe. *g* Muskelfasern. B Längsschnitt. (Vergr. 400.) *a* Muskelfaser. *b* Cystenhülle. *c* Muskelkern. *d* Sporen. *e* Plasmareste zwischen den „Pansporoblasten". C Sporen. (Vergr. 1000.) (Aus Wasielewski nach van Eecke.)

### 5. Sarcocystis Lindemanni (Rivolta).

1878 Gregarina Lindemanni Rivolta, in: Giorn. Anat. Fisiol. p. 12.
1892 Sarcocystis hominis Rosenberg, in: Zeitschr. f. Hygiene. Vol. 11.
1893 Baraban und St. Rémy, in: Bibliographie anatomique. Vol. 1. p. 79.
1899 S. Lindemanni (Riv.) Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 79.

Auch beim Menschen sind Sarcosporidien gefunden worden, aber nur in einigen Fällen, einmal auch bei einem Hingerichteten.

Dieser Fall wurde von Baraban und St. Rémy in Nancy konstatiert, welche in den Kehlkopfmuskeln eines Menschen Schläuche in der Größe bis 1,6 mm Länge und bis 170 μ Dicke auffanden (Fig. 1131, 1).

Sie zeigen eine dünne Hülle, welche sich an den Enden etwas verdickt. Die Kammerung des Körpers ist deutlich erkennbar (Fig. 1131, 4). Die Hülle ist etwas dünn, der helle Zwischenraum in Fig. 1131, 3 ist ein Kunstprodukt.

Die Sporen sind etwa bananenförmig, in großer Menge vorhanden und erreichen 8—9 μ Länge.

Rob. Koch stellte als erster in neuerer Zeit (1887) unzweifelhaft diese Form beim Menschen fest; die Angaben von Lindemann waren angezweifelt worden. Weitere Fälle wurden außer von Baraban und St. Rémy von Kartulis, Rosenberg und Darling beschrieben.

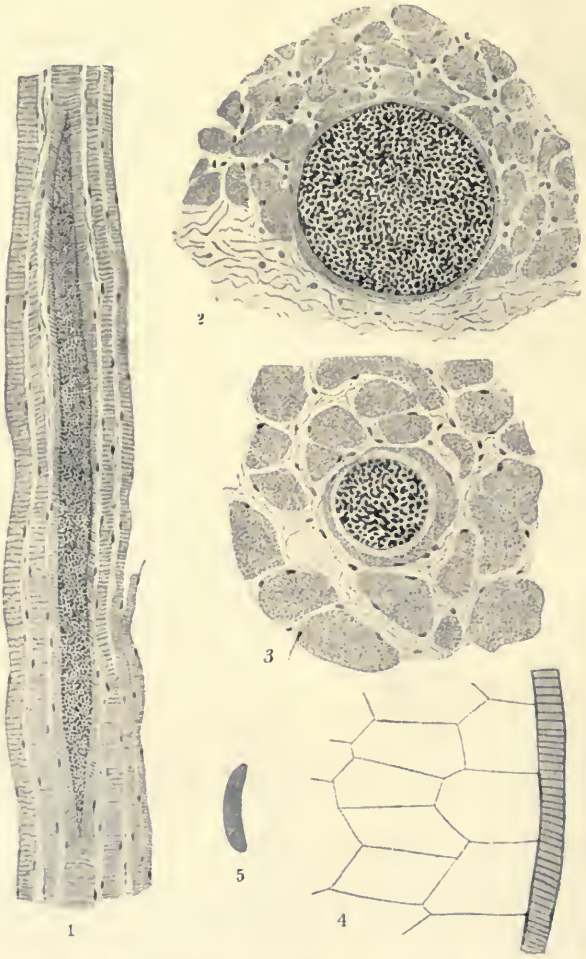



Fig. 1131. Sarcocystis Lindemanni aus dem Larynx eines Menschen. 1 Längsschnitt durch Muskelfasern mit einem Sarcocystisschlauch (Vergr. 300 : 1). 2 und 3 Querschnitte (Vergr. 300 : 1). 4 Längsschnitt, von Sporen entblößt, welcher das Gerüst zwischen den Pansporoblasten zeigt (Vergr. 680 : 1). 5 Eine Spore (Vergr. 1600 : 1). (Nach Baraban und St. Rémy.)

Es ist nicht ausgeschlossen, daß diese Art mit S. tenella identisch ist. Wie Vuillemin annimmt, soll dieser Parasit des Schafs beim Menschen häufig vorkommen.

### 6. Sarcocystis Hueti Blanchard.

1885 Miescheria Hueti R. Blanchard, Zoologie médicale. Vol. 1. p. 54.
1899 Labbé, in: Tierreich. Lief. 5. Sporozoa. p. 118.

Wir führen diese von den anderen Sarcocystisarten einigermaßen abweichende Art hier an, um auf die große Aehnlichkeit, welche sie mit gewissen Mikrosporidien, besonders mit Plistophoraarten, hat, hinzuweisen.

Sie bildet lange, spindelförmige Schläuche, welche 300 μ bis 4 mm in der Länge, 20—30 μ in der Breite erreichen können (Fig. 1132 A). Die Schläuche sind mit kugeligen „Pansporoblasten" erfüllt, welche eine große Anzahl von nieren- oder spindelförmigen Sporen enthalten; der Durchmesser der Sporen beträgt 4—5 μ (Fig. 1132 B und C).

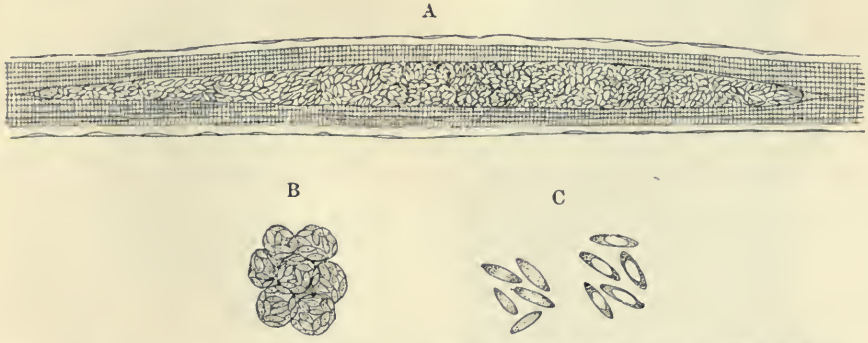



Fig. 1132 A—C. Sarcocystis Hueti (Blanch.). A Muskelfaser mit einem Parasitenschlauch. B „Pansporoblasten". C Sporen in verschiedenen Reifestadien. (Aus Wasielewski nach Balbiani.)

Die Art fand sich in ungeheuren Mengen in den Muskeln eines Seehundes: Zalophus californianus (Less.) (Otaria californica).

### 7. **Sarcocystis muris** Blanchard.

1885 Miescheria muris R. Blanchard.
1901 Koch, M., Ueber Sarcosporidien. In: Verhandl. d. 5. intern. Zool.-Kongr. in Berlin. p. 674.
1904 Koch, M., Die experimentelle Uebertragung der Miescherschen Schläuche. In: Berl. klin. Wochenschr. p. 374.
1905 Smith, Th., The production of sarcosporidiosis in the mouse by feeding infected muscular tissue. In: Journ. comp. Med. Vol. 6. p. 1.
1907 Nègre, L., Sarcosporidiose expérimentale. In: C. R. Soc. Biologie. Vol. 57. p. 374.
1908—1910 Negri, A., Beobachtungen über Sarcosporidien. I. In: Centralbl. f. Bakt. Orig. Vol. 47. p. 56. II. Ibid. Vol. 55. p. 373.
1910 Nègre, L., Sur le stade intestinal de la sarcosporidie de la souris. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 68. p. 997.
1910 Erdmann, Rh., Die Entwicklung der Sarcocystis muris in der Muskulatur. In: Sitz.-Ber. d. Ges. Naturf. Freunde Berlin. Jahrg. 1910. No. 8. p. 377.

Diese neuerdings vielfach untersuchte Form erreicht eine bedeutende Größe der Schläuche (bis zu mehreren Zentimetern). Die Sporen messen 13—15 μ in der Länge, 2,5—3 μ in der Breite.

Nach Koch kommen an den Sporen merkwürdige rotierende Bewegungen zustande, wenn sie ganz frisch, kurz nach dem Tode des Wirts, dessen Muskeln entnommen werden.

Negri gibt neuerdings an, an den Sporen Längsteilungen beobachtet zu haben.

Koch, Smith sowohl als Nègre und Negri haben durch Verfütterung der Sporen künstliche Infektion der Mäuse erzielt. Die Zeit von der Infektion bis zum Nachweis der Parasiten im neuen Wirt ist eine ziemlich lange; es gelingt der Nachweis in den Muskeln erst nach ca. 45—50 Tagen. Das Wachstum bis zu dem Stadium der typischen Muskelschläuche, welche selbst wieder infektionsfähige Sporen enthalten, dauert $2^1/_2$—3 Monate.

Fig. 1133. Ende eines Schlauches von Sarcocystis muris. (Nach Prowazek.)

Der Parasit kommt bei Hausmäusen und Ratten (auch weißen Ratten) in der Rumpfmuskulatur vor und verursacht bisweilen bei ihnen Epidemien mit schwerer Erkrankung und zahlreichen Todesfällen.

Negri hat sporenhaltige Schläuche von S. muris an Meerschweinchen verfüttert und bei fast sämtlichen Versuchstieren dann nach 50—100 Tagen in den Muskeln (Pectorales) junge Sarcosporidienschläuche von 40—100 μ Länge nachgewiesen. Diese enthielten Sporen, welche nur 3—5 μ lang waren.

Negri hält sie für Abkömmlinge von S. muris, welche im Meerschweinchen eine andere Wachstumsform annehmen. In nicht mit Sarcocystis gefütterten Meerschweinchen wurden niemals Sarcosporidien gefunden. Mit Recht macht Negri darauf aufmerksam, daß, wenn seine Befunde sich bestätigen, man die hauptsächlich auf die morphologischen Verhältnisse und das Vorkommen begründeten Species der Sarcosporidien einer sorgsamen Revision unterziehen muß.

Die neueren Untersuchungen bestätigen tatsächlich das wesentliche Resultat seiner wichtigen Experimente (vgl. Rh. Erdmann, Darling etc.).

---

Nach De Korté (Journ. Hygiene Cambridge. Vol. 5. 1905. p. 451) kommen auch bei einem Affen (Macacus rhesus) Sarcosporidien vor.

v. Ratz fand in Ungarn Sarcocystis gracilis Ratz beim Reh und S. Horvathi Ratz bei Hühnern. Crawley entdeckte in einem amerikanischen Kaninchen S. leporum und beschrieb aus dem Vogel Setophaga ruticilla S. setophagae. Gilruth und Ball beschrieben aus einem Känguruh eine Sarcocystis macropodis und mehrere Sporozoen unbestimmter Verwandtschaft aus australischen Beuteltieren, so Ileocystis macropodis, I. wombatis und Lymphocystis macropodis.

---

### Die Gilruthcyste.

An dieser Stelle sei ein eigenartiger Parasit erwähnt, der erst vor kurzem entdeckt wurde und in manchen Punkten, besonders in der Art seines Vorkommens, den Sarcosporidien ähnelt. Manches an ihm erinnert an Flagellaten, doch müssen genauere Untersuchungen abgewartet werden, ehe seine systematische Stellung festgelegt wird.

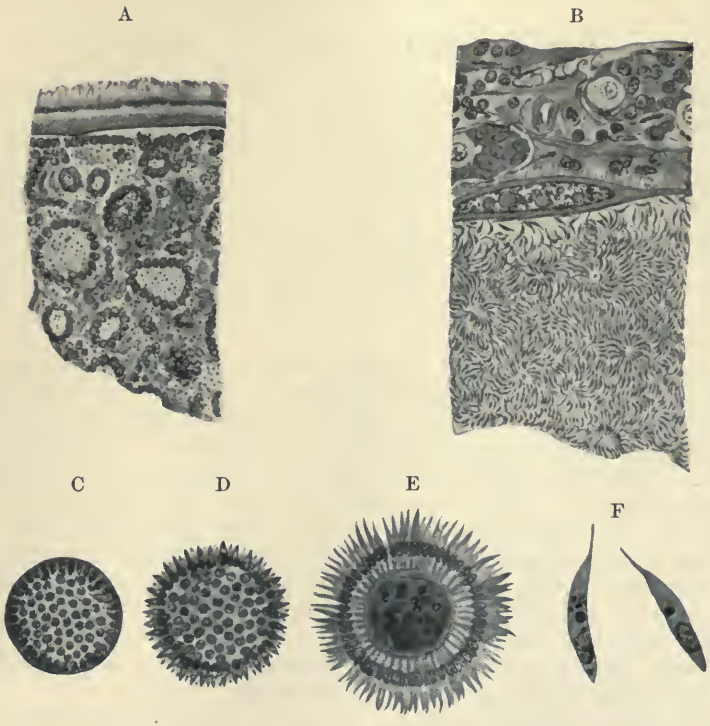



Fig. 1134 A—F. Gastrocystis Gilruthi Chatton. A Aussehnitt aus einer Gilruthcyste im unreifen Stadium. B Aussehnitt aus einer reifen Cyste. C—E Bildung der Keime aus einem vielkernigen Blastophor. F Einzelne Keime. (Nach Chatton.)

### **Gastrocystis Gilruthi** Chatton.

1910 Gilruth, J. A., Notes on a portozoon found in the mucous membrane of the abomasum of a scheep. In: Proc. Roy. Soc. Victoria. Vol. 23. N. S. Pt. p. 19.

1910 Chatton, E., La kyste de Gilruth dans la muqueuse stomacale des ovidés. In: Arch. Zool. exp. gén. Vol. 5. Notes et Revue. No. 4. p. CXIV.

In Tasmanien fand Gilruth einen cystenbildenden Parasiten in der Magenschleimhaut eines Schafes. Später fand er ihn sehr häufig dort, und in Paris wurde durch Chatton festgestellt, daß er fast bei jedem Schaf zu finden ist. Bei intensiver Infektion kommt etwa eine Cyste auf 1 ccm der Schleimhaut. Bei den Ziegen kommt der Parasit ebenso häufig vor. Er bildet große kugelige Cysten in der Schleimhaut, welche in reifem Zustand an die reifen Oocysten der Malariaparasiten erinnern; denn sie sind ganz mit Rosetten von spindelförmigen Keimen angefüllt (Fig. 1134 B). Im unreifen Zustand sieht man alle möglichen Entwicklungsstadien der Keime aus einer viel-

kernigen, von großen Vakuolen durchsetzten Plasmamasse entstehen (Fig. 1134 A). Schließlich bilden sich morulaähnliche Kernhaufen (Fig. 1134 C), aus denen die Büschel von Keimen hervorgehen, deren jeder einen Kern und ein blepharoplastähnliches Gebilde besitzt (Fig. 1134 F).

### III. Ordnung.

## Haplosporidia Caullery u. Mesnil.

Die Haplosporidien sind sehr kleine Sporozoen, welche in manchen Beziehungen an die parasitischen Mycetozoen (vgl. S. 787 ff.) erinnern, auch an Stadien von pflanzlichen Parasiten gemahnen, aber in ihrem Bau und ihrer Entwicklung so weit den Mikrosporidien und Sarcosporidien ähnlich sind, daß sie gewöhnlich den Neosporidien zugerechnet und an dieser Stelle im System eingefügt werden. Manche Haplosporidien sind aber in Organisation und Entwicklung niederen Pilzen ähnlich, so daß man sie auch mit solchen in Verbindung bringen könnte; das würde ihnen eine Sonderstellung im System zuweisen.

Die jüngsten bekannten Stadien sind kleine einkernige kugelige Gebilde. Diese wachsen heran, behalten Kugelform oder werden schlauchförmig etc. Während des Wachstums werden sie vielkernig. Im erwachsenen Zustand zerfällt die Körpermasse in die Pansporoblasten. Jeder derselben liefert einen oder mehrere (4) Sporoblasten. Das ganze Gebilde erinnert nach dem Zerfall in die einkernigen Sporoblasten an eine abgefurchte Zellmasse eines Metazoenkeims. Man bezeichnet dieses Stadium auch als „Morula“-Stadium. Zwischen den einzelnen Sporoblasten bleibt ein Teil Körperprotoplasma als Restkörpermasse zurück, welche hier also kein einheitliches Gebilde darstellt.

Bei manchen Formen wachsen die einkernigen Pansporoblasten heran und bilden nach erfolgter Kernteilung eine sekundäre, eine „Sporen-Morula“ (Rhinosporidium, Neurosporidium).

Die einkernigen Sporoblasten werden durch Ausscheidung einer festen Hülle zu kugeligen, ovalen oder anders geformten Sporen, welche außer dem einen Kern im Innern keine weiteren Differenzierungen erkennen lassen. Die Sporenhüllen sind glatt, oft mit eigenartigen Fortsätzen ausgestattet, Bildungen der einen Zelle im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Cnidosporidien.

Geschlechtliche Vorgänge, die bei manchen Arten beschrieben werden (s. u. S. 1179 und 1181), bedürfen noch einer genaueren Erforschung.

Die Sporen geben bei neuer Infektion direkt den einkernigen Jugendstadien den Ursprung.

Haplosporidien kommen vor bei Rotatorien, Anneliden, Crustaceen, bei Cephalodiscus, Insekten, Fischen, Amphibien und dem Menschen.

Nach Ridewood und Fantham teilt man die Haplosporidien in zwei Gruppen.

1. Formen, bei denen der Pansporoblast nur 1—4 Sporen hervorbringt . . . . . 1. Unterordnung: **Oligosporulea**
2. Formen, bei denen der Pansporoblast unter Bildung einer Sporen-Morula 9 oder mehr Sporen hervorbringt: 2. Unterordnung: **Polysporulea.**

1. Unterordnung.

**Oligosporulea** Ridewood u. Fantham.

1. Familie: **Bertramiidae** Caull. u. Mesn.

Gattung: **Bertramia** Caullery u. Mesnil.

**Bertramia asperospora** (Fritsch).

1895 Glugea asperospora Fritsch.
1899 Ascosporidium Blochmanni Zacharias, Zum Kapitel der wurstförmigen Parasiten bei Rädertieren. In: Zool. Anz. Vol. 25. p. 647.
1902 Bertramia asperospora Cohn, Protozoen als Parasiten in Rotatorien. In: Zool. Anz. Vol. 25. p. 497.

Die Arten der Gattung Bertramia sind wurst- oder scheibenförmige Parasiten der Leibeshöhle von Würmern und Rotatorien. Sie sind in allen Stadien bewegungslos.

B. asperospora kommt in Süßwasserrotatorien (Brachyonus u. a.), B. capitellae Caull. u. Mesn. in dem marinen Annelid Capitella vor.

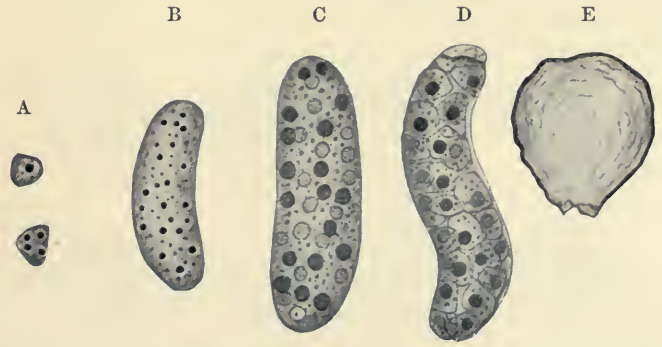



Fig. 1135 A—E. Bertramia asperospora (Fritsch). A Ein- und vierkerniges Stadium. B u. C Vielkernige Stadien. D Sporulation (Morula); Restkörperplasma zwischen den Sporen erkennbar. E Geschrumpfte Cyste nach Entleerung der Sporen. (Nach Minchin.)

Die Jugendstadien der Art sind kleine, einkernige Gebilde, die zu wurstförmigen Körpern von 70—90 μ Länge heranwachsen; diese füllen sich mit 80—150 Sporen. Die Hüllen platzen und entleeren die Sporen meist nach dem Tod ihrer Wirte. Die Entwicklung bis zur Sporenreife dauert 3 Tage. Konsuloff glaubt nachgewiesen zu haben, daß diese agamen Sporen von anderen Rotatorien gefressen werden, in denen sich eine geschlechtliche Generation entwickelt (?). Die Keime entwickeln sich hier zu zweischichtigen Cysten von 40 μ Durchmesser, die kugelig sind und in denen Gameten sich bilden sollen (?). Konsuloff fand den Parasiten bei dem Rädertier Eosphora najas Ehrbg. und glaubt die Art auf diesen Wirt beschränkt. Eine andere Form Bertramia euchlanis Kons. fand er in Euchlanis dilatata Ehrbg., dort lebt die Art anfangs intracellulär in Hypodermiszellen, um dann in der Leibeshöhle kugelige Cysten mit doppelter Hülle zu bilden, welche etwa 7 μ messen.

Zu den Bertramiiden gehört ferner wahrscheinlich die Gattung Ichthyosporidium Caull. u. Mesn., welche eine Anzahl Parasitenarten aus Fischen umfaßt. Von diesen Formen ist die Sporu-

lation noch nicht bekannt, aber die von ihnen bekannten Stadien sind denen der Bertramien sehr ähnlich. Arten: I. gasterophilum Caull. u. Mesn. und I. phymogenes Caull. u. Mesn. aus Meeresfischen. Eine Form dieser Gattung ist von Robertson aus Pleuronectes flesus beschrieben worden.

Aehnlich den Arten dieser Gattung ist ferner eine Form, welche als der Erreger der Taumelkrankheit der Salmoniden von Hofer beschrieben wurde, worauf ich hiermit aufmerksam mache. (Vgl. Hofer, Handbuch der Fischkrankheiten. 1904. p. 286.)

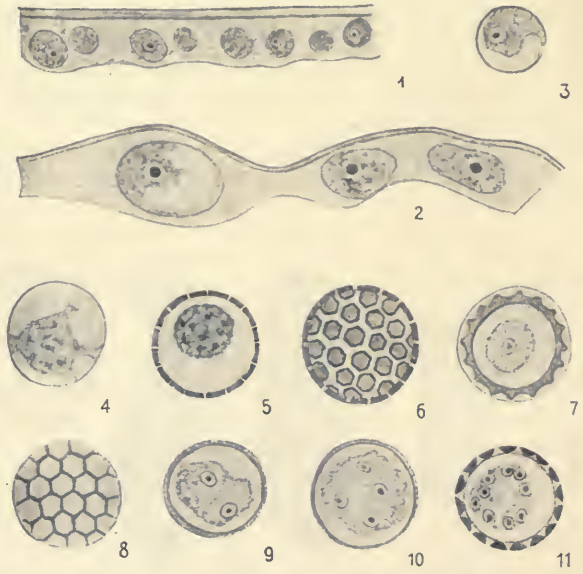



Fig. 1136. Stadien aus der Entwicklung von Bertramia euchlanis n. sp. Fixiertes Material. Vergr. Fig. 2 2500, alle anderen 2250. (Aus Konsuloff.)

Es erscheint mir sehr bedeutungsvoll und für meine oben ausgesprochene Ansicht der pilzähnlichen Natur mancher hierher gerechneter Formen zu sprechen, daß Plehn und Mulsow (in: Centralblatt f. Bakt. u. Paras. Orig. Vol. 59. 1911. p. 63) nachgewiesen haben, daß dieser Organismus, den sie Ichthyophonus Hoferi nennen, in Kulturen zu mycelartigen Strängen auswächst und sich auch sonst wie ein Phycomycet verhält. Sie sind daher geneigt, ihn in die Nähe der Chytridineen zu stellen, denen manche Haplosporidien ohnehin in vielen Punkten ähneln. Die Annahme, daß Ichthyophonus Hoferi ein echter Pilz ist, scheint mir nach der neuen Untersuchung von Neresheimer und Clodi an Wahrscheinlichkeit gewonnen zu haben. Er scheint aus marinen Fischen zu stammen, die in Teichwirtschaften an Salmoniden verfüttert wurden. Um so notwendiger wäre erneute Untersuchung der Ichthyosporidiumarten der Meeresfische, um festzustellen, ob auch diese Pilze sind, oder ob sie eine besondere Stellung einnehmen.

Swarczewsky hat bei einigen Formen, welche bisher zu den Mikrosporidien gerechnet wurden, nachgewiesen, daß sie keine Pol-

kapseln haben und in der Sporenbildung sich Haplosporidien anschließen. Er rechnet sie zur Gattung Ichthyosporidium. Es sind dies:

**Ichthyosporidium giganteum** (Thélohan).

1895 Glugea gigantea Thél.
1911 Plistophora gigantea Swellengrebel.

Die Art besteht aus zuerst einkernigen amöboiden Keimen (Fig. 1137 a), die zu vielkernigen gelappten Gebilden heranwachsen,

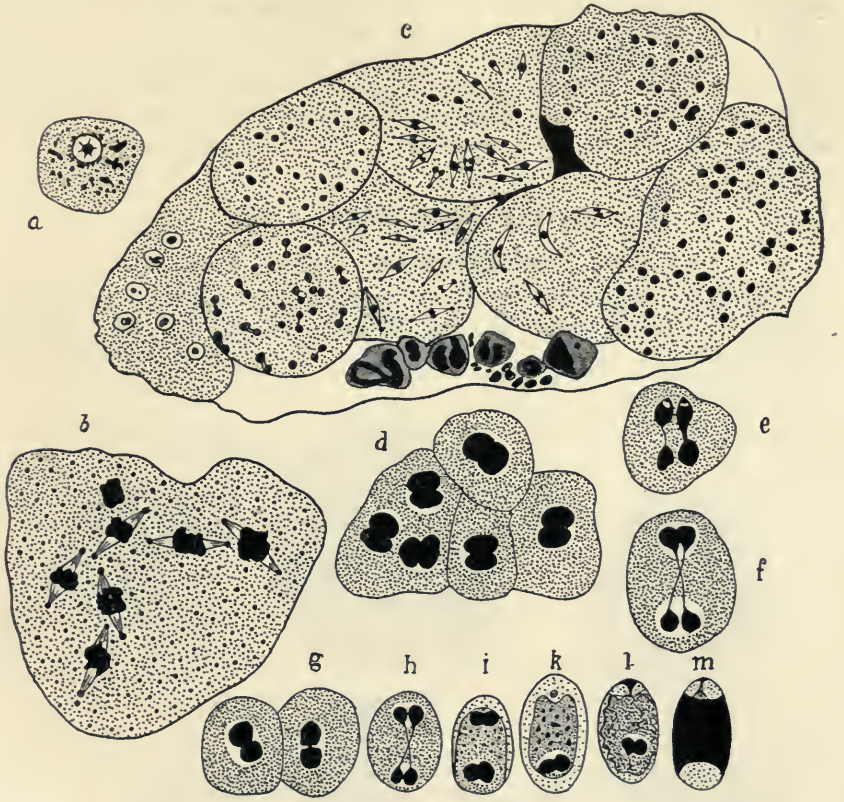



Fig. 1137 a—m. Ichthyosporidium giganteum Thél. a Amöboides Stadium, im Gewebe freiliegend, einkernig. b Ein solches, mehrkernig, die Kerne in Teilung. c Cyste mit mehreren „Plasmodien", auf verschiedenen Entwicklungsstadien. d Zerfall eines Plasmodiums in zweikernige Pansporoblasten (mit 2 „Karyosomen"). e—f Mitosen der 2 Kerne im Pansporoblasten. g Teilung des Pansporoblasten in 2 Sporoblasten. h Teilung der Doppelkerne im Sporoblasten. i Junge Spore mit 2 Kern-(„Karyosom"-)Paaren. k u. l Weiter entwickelte, m fertige Spore. Vergr. 2100. (Nach Swarczewsky.)

deren viele vom Gewebe des Wirts in Cysten eingeschlossen werden, die von 30—40 μ bis zu 2 mm Umfang erreichen können (Fig. 1137 b u. c). In den amöboiden Körpern vermehren sich die Kerne mitotisch; doch soll auch ein eigenartiger multipler Kernzerfall vorkommen. Die vielkernigen sog. Plasmodien vermehren sich durch Plasmotomie. Dann teilen sie sich in zahlreiche zweikernige Körper (Fig. 1137 d). Die cytologischen Verhältnisse sind von Swarczewsky wohl infolge un-

genügender Konservierung der Präparate nicht verstanden und etwas phantastisch beschrieben worden. Die zweikernigen Stadien (Pansporoblasten) werden vierkernig und zerfallen dann in 2 zweikernige Sporoblasten. In diesen teilen sich Kerne von neuem. Eine Sporenanlage ist also vierkernig. Zwei der Kerne verschwinden, während die beiden anderen zu den Kernen des Sporenkeims werden. An dem einen Pol bildet sich eine Vakuole; die Spore bekommt eine feste Hülle, nachdem sie ovale Form angenommen hat. Die beiden Kerne kopulieren (Fig. 1137 e—m). Der Verfasser unterscheidet, wie für manche Mikrosporidien bekannt ist, Mikrosporen von 5 μ Länge und 3 μ Breite, von Makrosporen von 7 μ Länge und 4 μ Breite.

Die Art ist ein Parasit des marinen Fisches Crenilabrus ocellatus und wurde auch bei C. melops gefunden. Eine ähnliche Art ist I. Hertwigi Sw. aus den Kiemen von Crenilabrus pavo. Auch hier sollen geschlechtliche Prozesse ähnlicher Art vorkommen.

### 2. Familie: **Haplosporidiidae** Caull. u. Mesn.

### Gattung: **Haplosporidium** Caullery u. Mesnil.

Die Arten der Gattung Haplosporidium parasitieren in marinen Anneliden, zwei Formen wurden in Süßwasseroligochäten gefunden.

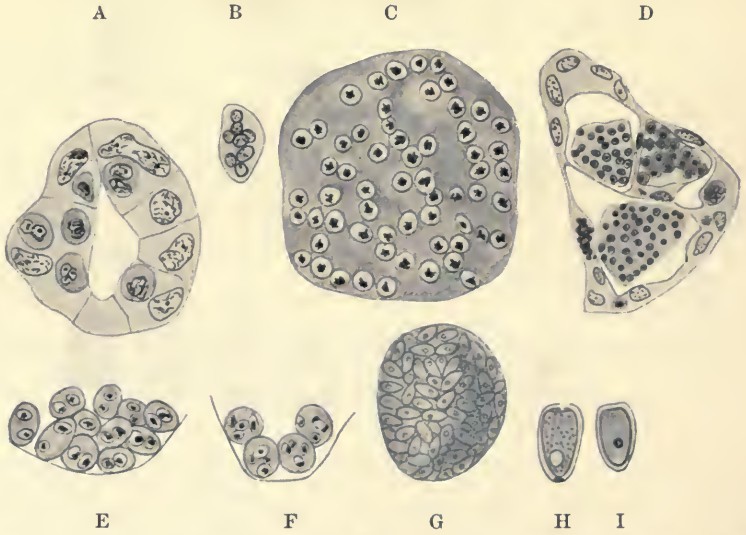



Fig. 1138 A—I. Haplosporidium Marchouxi Caull. u. Mesn. A Ein- und wenigkernige Stadien im Cölomepithel von Salmacina dysteri. B Achtkerniges, C vielkerniges Stadium. D Vielkernige Stadien und Sporenbildung. E Zweikernige, F vierkernige Pansporoblasten. G Cyste mit reifen Sporen. H Reife Spore nach dem Leben. I nach gefärbtem Präparat. (Nach Caullery und Mesnil.)

Man findet sie sowohl intra- als auch extracellulär. H. Marchouxi C. u. M. z. B. findet sich in jungen Stadien in den Zellen des Cölomepithels des Anneliden Salmacina dysteri, die älteren Stadien und die Cysten liegen frei im Cölom. Beim Heranwachsen werden die Individuen vielkernig, sie bilden eine Cystenhülle, innerhalb deren

der Körper in einkernige Pansporoblasten zerfällt; diese werden vierkernig und bilden je 4 Sporen von der Form eines Eies mit einem plattgedrückten Pol (Fig. 1138 H u. D). Die Sporen messen 10—12 μ in der Länge und 6—7 μ in der Breite. Die Art wurde an der Küste der Nordsee in Frankreich gefunden.

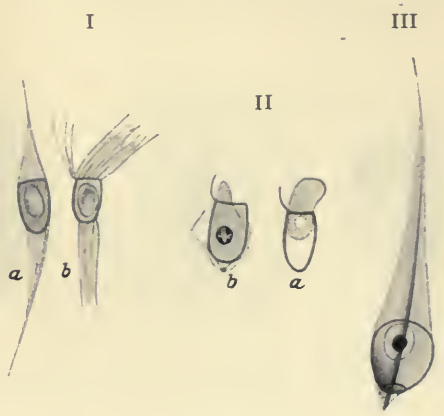



Fig. 1139 I—III. Verschiedene Sporen von Haplosporidien: I Haplosporidium heterocirri C. u. M. b Nach längerem Liegen im Meerwasser. Vergr. 1100. II Haplosporidium scolopli C. u. M. Vergr. 1150. III Urosporidium fuliginosum C. u. M. Gefärbt. Vergr. 2000. Sämtlich aus marinen Anneliden. (Nach Caullery u. Mesnil.)

Granata beschrieb sehr interessante Stadien bei Haplosporidium limnodrili Gr., einem Parasiten des Süßwasseroligochäten Limnodrilus udekemianus Clap. Die ruhenden Kerne der ein- und vielkernigen Stadien dieser Art haben einen sehr eigenartigen Bau. Außer einem großen Binnenkörper schließen sie ein stark färbbares stabförmiges Gebilde ein (Fig. 1140). Diese zylindrische Achse des Kerns ist ein in der Ruhe erhaltener Rest der Teilungsspindel. Auch bei der Teilung treten sehr eigenartige Bilder auf. Das Karyosom teilt sich hantelförmig, das Kerngerüst mit dem Chromatin bildet eine äquatoriale Ansammlung und dann Tochterplatten, während die Spindel faserig wird und Polplatten entwickelt (Fig. 1141). Die einkernigen Jugendstadien wachsen und vermehren dabei ihre Kerne, sie werden so zu vielkernigen „Plasmodien". Diese zerfallen durch Schizogonie in viele einkernige Individuen. Die Schizonten können sich in mehreren Generationen vermehren und liefern dann einkernige Gameten. Je zwei solche verschmelzen und liefern einkernige Sporoblasten, die sich wieder in einfach gebaute Sporen mit einem einkernigen Keim umwandeln (Fig. 1141). Die einkernigen Schizonten messen 7—8 μ, die Gameten etwa 5 μ. Die Sporen messen 10—12 μ in der Länge, 8—10 μ in der Breite. Sie sind oval, am Vorderende abgeplattet, haben doppelte Hülle, die Endospore bildet am Vorderende ein kleines vorragendes Deckelchen.

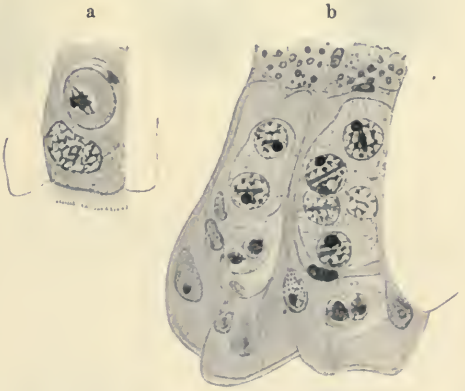



Fig. 1140 a u. b. Haplosporidium limnodrili Gran. a Junges einkerniges Individuum in der Darmepithelzelle des Wurms. b Vielkernige Stadien im Epithel. Vergr. 700. (Nach Granata.)

Die Art lebt im Darmepithel ihres Wirts, vermag aber auch andere Gewebe, so die Chloragogenzellen, das Peritoneum, die Geschlechtsorgane zu infizieren.

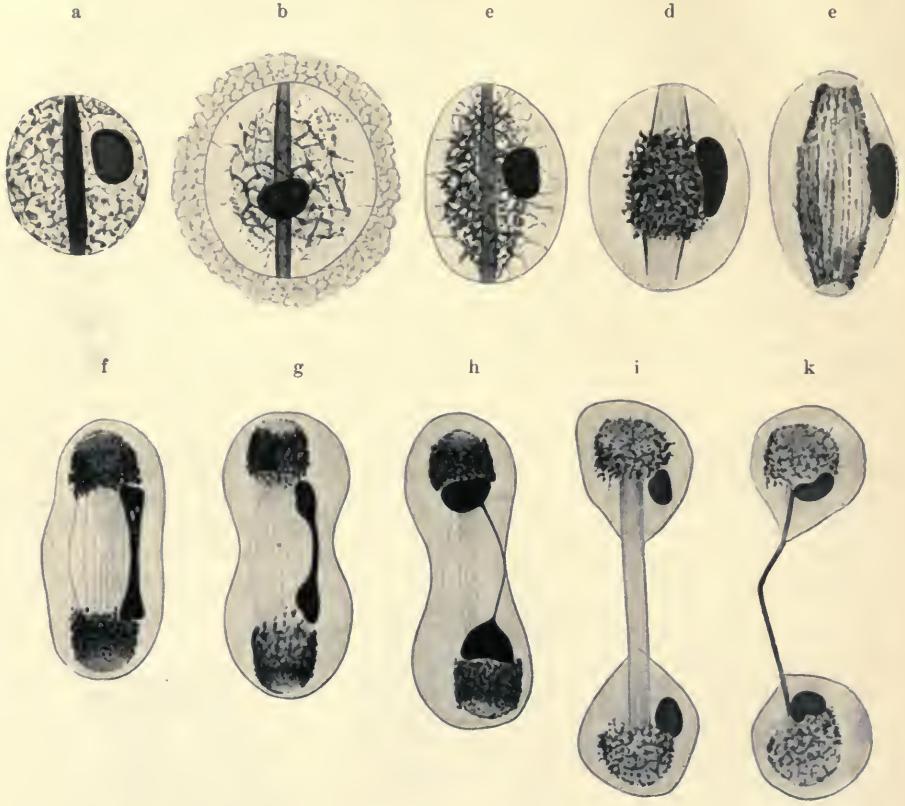



Fig. 1141 a—k. Kernteilungsstadien von Haplosporidium limnodrili Gr. A Ruhender Kern mit Achsenkörper. b Frühe Prophase. c Spätere Prophase. d Metaphase. e Beginn der Anaphase. f u. g Anaphase. h—k Telophasen. Vergr. 3000. (Nach Granata.)

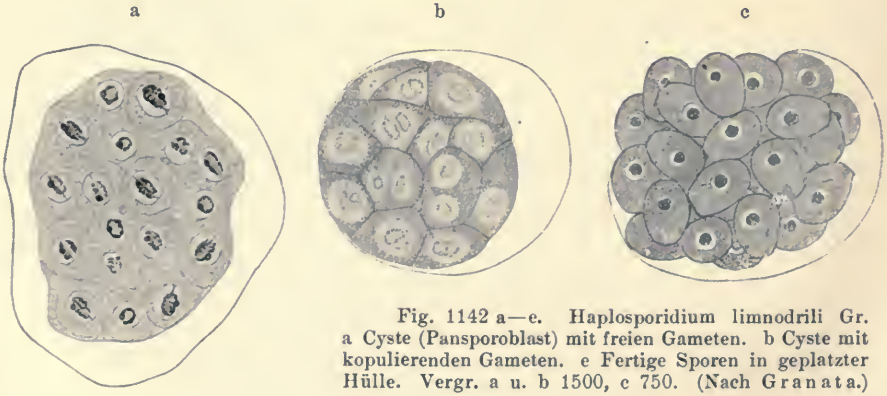



Fig. 1142 a—c. Haplosporidium limnodrili Gr. a Cyste (Pansporoblast) mit freien Gameten. b Cyste mit kopulierenden Gameten. c Fertige Sporen in geplatzter Hülle. Vergr. a u. b 1500, c 750. (Nach Granata.)

Nahe steht die Gattung Urosporidium C. u. M., ebenfalls aus marinen Anneliden; die Sporen dieser Gattung sind durch einen langen, schwanzartigen Anhang ausgezeichnet (Fig. 1139 III).

Eine Art der Gattung Anurosporidium Caullery u. Chappellier wurde als Parasit im Parasiten in einem Trematoden gefunden.

### 3. Familie: **Coelosporidiidae** Caull. u. Mesn.

Umfaßt die Gattungen: Coelosporidium Mesnil u. Marchoux und Polycaryum Stempell. Vor allem letztere Gattung ist interessant durch die eigenartige Linsenform des Körpers. Es handelt sich ausschließlich um Formen aus niederen Crustaceen. Die Sporen sind nicht beschalt, vielmehr werden nackte „Sporozoiten" gebildet, welche das Innere der dicken Körperhülle erfüllen.

In die Nähe scheint der interessante, von Schewiakoff bei Daphniden gefundene Parasit zu gehören, den Caullery und Mesnil als Scheviakovella bezeichnet haben. Er zeichnet sich dadurch aus, daß die Sporenzahl sich während des Wachstums vermehrt.

Hierher rechnet Swarczewsky auch eine weitere bisher zu den Mikrosporidien gerechnete Art:

#### Gattung: **Coelosporidium** Crawley.

**Coelosporidium periplanetae** (Lutz u. Splendore).

1903 Nosema periplanetae Lutz u. Splendore.
1906 Pleistophora periplanetae Perrin.
1905 Coelosporidium blatellae Crawley.

Diese Art lebt in den Malpighischen Gefäßen von Küchenschaben (Periplaneta orientalis, Blatella germanica, Periplaneta americana) und

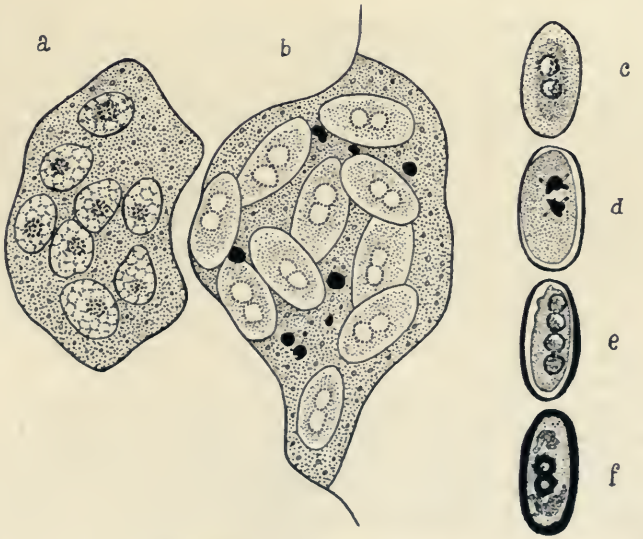



Fig. 1143 a—f. Coelosporidium periplanetae (L. u. Sp.). a Plasmodium mit Gameten. b Plasmodium mit kopulierenden Gameten. c Junge Spore, zweikernig. d Mitosen der beiden Sporenkerne. e Vierkerniges Sporenstadium. f Auflösung der zwei „Reduktionskerne" und Verschmelzung der „Gametenkerne". Vergr. 3000. (Nach Swarczewsky.)

bildet vielkernige amöboide Stadien (Fig. 1144), die sich durch Plasmotomie vermehren, auch knospen sollen. Diese erzeugen nach Swarczewsky endogene Gameten, die kopulieren und so zweikernige Sporoblasten bilden; letztere werden durch Bildung dicker Hüllen zu Sporen, in denen durch Mitose 4 Kerne entstehen, von denen zwei zugrunde gehen, zwei sich zu einem Synkaryon vereinigen (vgl. Fig. 1143). Die Einordnung an dieser Stelle wird bezweifelt, und Léger und Granata sind der Meinung, daß die Form in die Verwandtschaft von Plasmodiophora (vgl. S. 787) gehört. Ueberhaupt zeigen sich manche Aehnlichkeiten zwischen parasitischen Mycetozoen und zu den Haplosporidien gerechneten Organismen, welche noch genauer untersucht werden müssen.

Fig. 1144. Coelosporidium periplanetae (L. u. Spl.). Vielkerniges amöboides Individuum. (Nach Epstein.)

## 2. Unterordnung.

## **Polysporulea** Ridewood u. Fantham.

### Gattung: **Rhinosporidium** Minch. u. Fanth.

#### **Rhinosporidium Seeberi** (Wernicke).

1903 Coccidium Seeberi Wernicke, in: Parasitologia Animal par P. Belon. Buenos Aires.

1905 Minchin and Fantham, Rhinosporidium Kinealyi a new Sporozoon from the mucous membrane of the septum nasi of man. In: Quart. Journ. micr. Sci. Vol. 49. p. 521.

Zuerst in Argentinien, dann in Calcutta wurde in mehreren Fällen (8—10) beim Menschen (in Calcutta eingeborenen Indiern) in gestielten Tumoren am Septum narium ein Parasit gefunden, der von den Autoren hier eingeordnet wird. Es handelt sich um rundliche oder ovale Körper von 100—250 μ Durchmesser, welche von einer dicken, strukturlosen Hülle umschlossen sind. Das Plasma enthält zahlreiche Kerne und scheint peripher noch zu wachsen, während vom Zentrum die Sporulation beginnt. Es sondert sich dann um je einen Kern ein Pansporoblast ab, welcher nach erfolgter Kernvermehrung in seinem Innern eine größere Anzahl von Sporen bildet. Oft sind am Rand die Pansporoblasten noch in der Bildung begriffen, wenn im Innern der Cyste schon die fertigen Sporen vorhanden sind. Die Sporen sind kugelig oder oval, von glatter Oberfläche und haben nur ca. 1 μ Durchmesser.

Der Parasit liegt im Bindegewebe unter dem Epithel in Falten der Schleimhaut, welche die Wucherung überzieht. Da die Geschwulst nach der Operation Neigung hat, sich wieder zu bilden, so vermutet man, daß eine multiplikative Fortpflanzungsweise vorkommt, etwa durch Platzen der Cysten und Zerstreuung der Sporen im umliegenden Gewebe.

Ein Rhinosporidium wird neuerdings von Zschokke für das Pferd angegeben.

Die nahestehende Gattung Neurosporidium (N. cephalodisci Fantham) wurde im Nervensystem von Cephalodiscus gefunden.

Viele Aehnlichkeiten mit den hier behandelten Formen haben die Chytridineen, welche wie viele der in diesem Buch behandelten Organismen zu dem Grenzgebiet zwischen Tier- und Pflanzenreich gehören, Sie werden meist von den Botanikern untersucht, müssen aber von jedem berücksichtigt werden, der die Verwandtschaftsverhältnisse der Sporozoen, der Flagellaten und Rhizopoden studieren will. Da die Chytridineen begeißelte Stadien haben, sind sie mit den hier behandelten Formen wohl nicht allzu nahe verwandt.

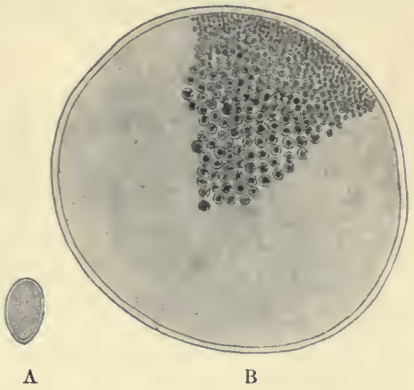



Fig. 1145 A u. B. Rhinosporidium Seeberi (Wern.). A Junge Cyste. B Ausgebildete Cyste, in welcher nur ein Teil des Inhalts dargestellt ist. (Nach Minchin und Fantham.)

## Anhang.

Um der Vollständigkeit willen sei hier noch auf einige Gruppen von Sporozoen hingewiesen, deren Forschung noch viel zu wünschen übrig läßt. So ist denn auch ihre systematische Stellung noch schwankend.

## Serumsporidia.

L. Pfeiffer hat eine Anzahl von Arten ungenau beschriebener Parasiten unter diesem Namen zusammengefaßt. Diese kommen in der Leibeshöhle niederer Crustaceen vor, wo sie in der Blutflüssigkeit (Serum) schwimmen.

Sie sind rundlich geformt, auch länglich-oval bis spitz-oval. Sie sind sehr klein (Durchmesser 4—90 μ). Es wurde eine doppelte Fortpflanzungsweise bei ihnen festgestellt: entweder sie vermehren sich frei durch Teilung oder das Serumsporidium scheidet eine Cyste ab, deren Inhalt in zahlreiche amöboide Keime zerfällt.

### Gattung: **Serumsporidium** L. Pfeiffer.

#### **Serumsporidium cypridis** L. Pfeiffer.

1895 L. Pfeiffer, in: Protozoen als Krankheitserreger. Nachträge 1895. p. 11.

Der Parasit, welcher in Fig. 1146 dargestellt ist, erreicht im Durchschnitt eine Größe von nur 4 μ.

Er wurde in einer Cyprisart (C. ettersbergensis Müller) bei Weimar gefunden.

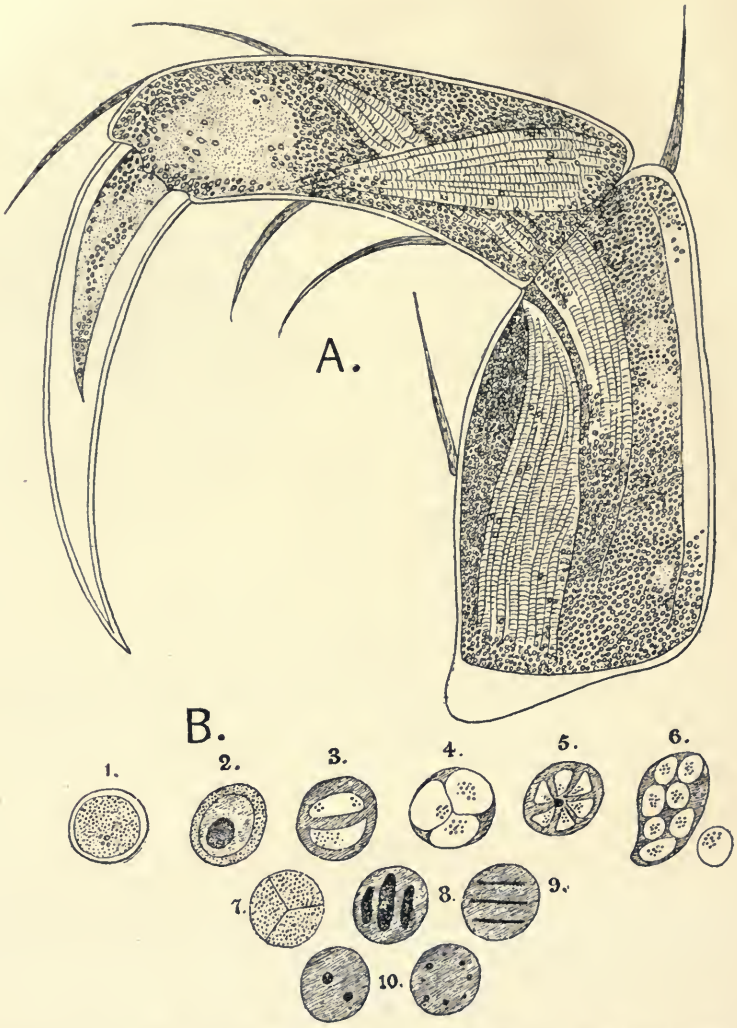



Fig. 1146 A u. B. Serumsporidium cypridis. A Zweiter Thorakalfuß von Cypris ettersbergensis mit den Parasiten im Serum. B Vermehrungsstadien. 1—9 frisch, 10 mit Hämatoxylin gefärbt. (Nach L. Pfeiffer.)

Es werden hierher ferner gerechnet:
Blanchardina Labbé,
Botellus Moniez
und die interessante Gattung:

### **Lymphosporidium** Calkins.

Die Arten dieser Gattung erzeugen schwere Epidemien bei Fischen. Als kleine amöboide Körper treten die jüngsten Stadien in der Lymphe von Fischen auf; sie befallen sodann die Muskeln der Eingeweide und andere Organe. Dort wachsen sie heran, der Kern geht in Chromidialzustand über (?). Die herangewachsenen Parasiten geraten

wieder in die Lymphe oder in hohle Organe (Gallenblase, Darm) und bilden zahlreiche Sporen, welche in alle Teile des Körpers verschleppt werden. Durch Verstopfung der Lymphwege führen sie schwere Störungen, Geschwürsbildung und Tod des Wirts herbei. Vermutlich geraten die Sporen nach dem Zerfall der Wirte in den Darm neuer Wirte, wo sie 8 Sporozoiten in sich entstehen lassen, welche die Infektion im neuen Wirt verbreiten. Auch im gleichen Wirt scheinen sie keimen zu können.

Lymphosporidium truttae Calkins kommt in dem Bachsaibling Salvelinus fontinalis vor und führt in den Zuchtanstalten Nordamerikas schwere Epidemien herbei.

Lymphocystis Johnstonei Woodcock, eine Form aus Pleuronectes flexus, ist besonders von Awerinzew untersucht worden, welcher eigenartige Chromidien etc. beschrieb. Die Entwicklung der Form und selbst der Bau ist noch ganz unklar. Wenn die von Awerinzew beschriebenen Sporen wirklich mit den Lymphocystiskörpern zusammengehören, so würde es sich um ein echtes Myxosporid, wahrscheinlich sogar um einen Angehörigen der Gattung Henneguya handeln.

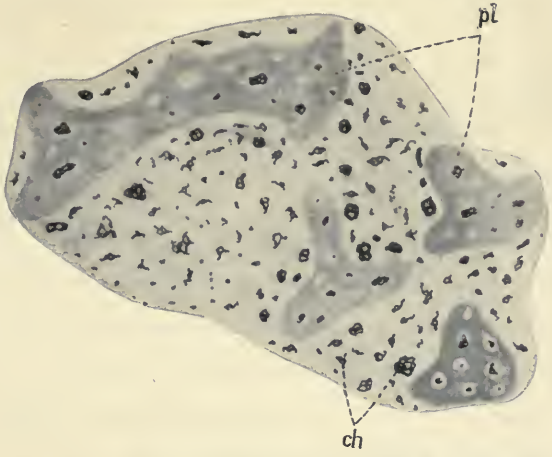



Fig. 1147. Lymphocystis Johnstonei. Teil eines Schnittes durch eine Cyste mit eigenartigen färbbaren Bestandteilen im Plasma. *pl* Stellen, welche sich wie Nuklearsubstanz verhalten. *ch* Chromidien. (Nach Awerinzew.)

---

Ehe wir entscheiden können, ob die von Krassilstschik (Arch. f. Protistenk. Vol. 14. 1908. p. 1) bei Insekten gefundenen, sehr kleinen Sporozoen, welche er zu einer neuen Gattung Microclossia rechnet, wirklich Zwischenformen zwischen Telosporidien und Neosporidien darstellen, müssen weitere Untersuchungen abgewartet werden. Krassilstschik nimmt an, daß die von ihm beobachteten Formen sich zum Teil nach dem Typus von Coccidien, zum Teil nach dem Typus von Mikrosporidien entwickeln. Ja, er vermutet sogar, daß sich in den Entwicklungszyklus aller Cnidosporidien ein bisher unbekannter Teil einschaltet, welcher diese Organismen seinen Microclossien nähere. Vorläufig ist noch nicht zu entscheiden, ob nicht Kombination von Stadien verschiedener Parasiten etc. vorliegt, es ist aber eine solche Annahme sehr naheliegend.

## Wichtigste Literatur über Sporozoen.

### 1. Schriften über sämtliche Sporozoen oder größere Gruppen derselben.


1357. **Balbiani,** *Leçons sur les Sporozoaires. Paris 1884.*
1358. **Bütschli, O.,** *Sporozoa. In: Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Vol. 1. p. 479.*
1359. **Calkins, N. G.,** *The Protozoa. New York 1901.*
1360. **Crawley,** *The interrelationships of Sporozoa. In: American Naturalist. Vol. 39. 1905. p. 607.*
1361. **Delage, Y., et Hérouard,** *Sporozoaires. In: Traité de Zoologie concrète. Vol. 1. p. 254.*
1362. **Doflein,** *Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Jena 1901.*
1363. **Hagenmüller, P.,** *Bibliotheca Sporozoologica. (Bibliographie bis 1. Jan. 1899.) In: Ann. Mus. H. nat. Marseille (2). Bulletin. Vol. 1. 1899. Livr. 2.*
1364. **Labbé, A.,** *Sporozoa. In: Das Tierreich. 1899.*
1365. **Lang, A.,** *vgl. No. 7 der Liste auf p. 73.*
1366. **Lühe, M.,** *Ergebnisse der neueren Sporozoenforschung. Jena 1900.*
1367. — *Die im Blute schmarotzenden Protozoen und ihre nächsten Verwandten. In: Mense, Handb. d. Tropenkrankh. Vol. 3. 1916. p. 69.*
1368. **Mesnil, F.,** *Essai sur la classification et l'origine des Sporozoaires. In: Soc. Biol. Paris. Vol. jubil. 1899. p. 258.*
1369. **Minchin,** *Sporozoa. In: Ray Lankester, A Treatise on Zoology. Part 1. Fasc. 2. 1903. p. 150.*
1370. **v. Wasielewski,** *Sporozoenkunde. Jena 1896.*


### 2. Schriften über Coccidien.


1371. **Adie, S. R.,** *Note on a Leucocytozoon found in Mus rattus in the Punjab. In: Journ. trop. Med. Vol. 9. 1906. p. 325.*
1372. **Awerinzew, S.,** *Sur les Coccidies de l'intestin de Cerebratulus sp. In: Travaux de la Soc. Impér. des Naturalistes de St. Pétersbourg. Vol. 39. 1908. Livr. 1.*
1373. — *Studien über parasitische Protozoen. IV. Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte von Coccidien aus dem Darm von Cerebratulus sp. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 18. 1910. H. 1.*
1374. **Balfour, A.,** *A Leucocytozoen of Mammals. In: 2 nd Rep. Wellcome Research Lab. Khartoum. 1906. p. 110—111.*
1375. **Blanchard, R.,** *Les coccidies et leur rôle pathogène. Causeries scientif. Soc. Zool. France. Année 1900. 8°. p. 133.*
1376. **Bonnet-Eymard, G.,** *Sur l'évolution de l'Eimeria nova Schneid. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 52. 1900. No. 24. p. 639.*
1377. **Börner, C.,** *Untersuchungen über Hämosporidien. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 69. 1901. p. 398.*
1378. **Brimont, E.,** *Sur quelques hématozoaires de la Guyane. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 67. 1909. p. 169. (Haemoproteus, Trypanosoma, Hämogregarinen.)*
1379. **Bouet, G., Mesnil, M.,** *Hémogrégarines de l'Afrique occidentale française. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 66. 1909. p. 741. (Mesnil 743.)*
1380. **Carini, A.,** *Un leucocitozoo del Leptodactylus ocellatus. In: Rev. da Soc. Scient. de Sao Paolo. 1907. No. 8.*
1381. **Christophers, S. R.,** *The sexual cycle of Leucocytozoon canis in the tick. In: Scient. Mem. by Off. of med. and sanit. Depart. Gov. of India. Calcutta 1907. No. 28.*
1382. — *The development of Leucocytozoon canis in the tick with a reference to the development of Piroplasma. In: Parasitology. Vol. 5. 1912. p. 37—48.*
1383. **Cole, L. J., Hadley, Ph. B., Kirkpatrick, W. F.,** *Blackhead in turkeys, a study in avian coccidiosis. In: Agricultural Experiment Station of the Rhode Island State College. Bull. 141. Kingston, R. I. 1910. June 28.*
1384. **Cuénot, L.,** *Legerella testiculi nov. sp. Coccidie parasite du testicule de Glomeris. In: Arch. Zool. expér. générale. Sér. 3. Vol. 10. 1902. Notes et Revue. 4/5. p. 49.*
1385. **Danilewsky, B.,** *Die Hämatozoen der Kaltblüter. In: Arch. mikr. Anat. Vol. 24. 1885.*
1386. — *Parasitology comparée du sang. II. Recherches sur les hématozoaires des tortues. Kharkoff 1889.*

1387. **Debaisieux, P.,** *Recherches sur les Coccidies. II. Adelea ovata A. Schneid. III. Coccidium lacazei Schneid. In: Cellule. Vol. 27. 1912. p. 255—287.*
1388. **Dobell, B. A.,** *Observations on the life-history of Adelea ovata. In: Proc. Roy. Soc. London. Vol. 79. 1907. p. 155.*
1389. — *Le cycle évolutif de l'Aggregata. In: Bull. Mus. Oceanogr. Monaco. 1914. No. 283.*
1390. **Dutton, Todd** and **Tobey,** *Concerning certain parasitic Protozoa observed in Africa. In: Ann. trop. Med. and Parasit. Vol. 1. 1907. p. 287.*
1391. **Eimer, Th.,** *Ueber die ei- oder kugelförmigen sog. Psorospermien der Wirbeltiere. Würzburg 1870.*
1392. **Elmassian, M.,** *Une nouvelle coccidie et un nouveau parasite de la tanche, Coccidium Rouxi n. sp., Zoomyxa Légeri nov. gen. nov. spec. In: Arch. de Zool. expér. et gén. Sér. 5. Vol. 2. 1909. No. 4.*
1393. **Fantham, H. B.,** *The morphology and life history of Eimeria (Coccidium) avium, a Sporozoon causing a fatal disease among young grouse. In: Proc. of the Zoolog. Soc. London. 1910. p. 672.*
1394. — *Experimental studies on avian coccidiosis, especially in relation to young grouse, fowls and pigeons. Ibid. 1910. p. 708.*
1395. — *On the occurrence of schizogony in an avian Leucocytozoon, L. lovati, parasitic in the red grouse, Lagopus scoticus. In: Ann. of trop. Med. and Parasitology. Vol. 4. 1919. No. 2.*
1396. — *Observations on the parasitic protozoa of the red grouse (Lagopus scoticus). In: Proc. Zool. Soc. London. 1910. No. 84.*
1397. **Fiebiger, J.,** *Ueber Protozoen als Parasiten der Fische. In: Verh. d. k. k. Zool.-botan. Ges. Wien. Vol. 59. 1909. p. 32.*
1398. — *Studien über die Schwimmblasencoccidien der Gadusarten (Eimeria gadi n. sp.). In: Arch. f. Protistenk. Vol. 31. 1913. p. 95.*
1399. **Flu, P. C.,** *Ueber Hämogregarinen im Blute surinamischer Schlangen. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 18. 1909. H. 2.*
1400. **Hadley, Ph. B.,** *Note on Roup in Fowls. (Soc. Amer. Bacter.) In: Science. N. S. Vol. 29. 1909. p. 1006.*
1401. — *White diarrhea of Chicks: A study in avian coccidiosis (Soc. Amer. Bacter.) Ibid. Vol. 29. p. 1007.*
1402. — *Studies in avian coccidiosis. III. Coccidiosis in the English sparrow and other wild birds. In: Centralbl. Bakt. Paras. Inf. Abt. I. Orig. Vol. 56. 1910. H. 5/6. p. 522.*
1403. — *Studies in avian coccidiosis. I. White diarrhea of chicks. II. Roup of fowls. Ibid. Vol. 50. p. 548.*
1404. — and **Amson, E. E.,** *Further studies on blackhead in turkeys. Ibid. Vol. 58. H. 1. p. 34.*
1405. **Hahn, C. W.,** *The stages of Haemogregarina Stepanowi Danilewsky found in the blood of turtles. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 17. 1909.*
1406. **Hartmann, M.,** *und* **Chagas, C.,** *Vorläufige Mitteilung über Untersuchungen an Schlangenhämogregarinen, nebst Bemerkungen zu der vorstehenden Arbeit von E. Reichenow über Haemogregarina stepanowi. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 20. 1910. p. 351.*
1407. **Hintze, R.,** *Lebensweise und Entwicklung von Lankesterella minima (Chaussat). In: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Vol. 15. 1902. p. 693. Taf. 36.*
1408. **Ikeda, Iwaji,** *Studies on some sporozoan parasites of Sipunculoids. II. Dobellia binucleata n. g., n. sp.; a new coccidian from the gut of Petalostoma minutum Keferstein. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 33. 1914. p. 205—246.*
1409. **Jollos, V.,** *Multiple Teilung und Reduktion bei Adelea ovata (s. Schneider). In: Arch. f. Protistenk. Vol. 15. 1909. p. 250.*
1410. **Kloss, H.,** *Ueber Parasiten in der Niere von Helix. In: Abh. der Senckenb. Ges. Vol. 1. 1885. p. 189.*
1411. **Kunze, W.,** *Ueber Orcheobius herpobdellae. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 9. 1907. p. 382.*
1412. **Labbé, A.,** *Recherches zoologiques, cytologiques et biologiques sur les Coccidies. In: Arch. Zool. expér. et génér. (3) Vol. 4. 1897. p. 517.*
1413. **Laveran, A.,** *Contribution à l'étude de Haemogregarina Stepanovi Danilewsky. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. 1898. p. 855.*
1414. — *Contribution à l'étude de Drepanidium ranarum Lankester. Ibid. 1898. p. 977.*
1415. — *Au sujet de Coccidium Metschnikovi et Myxobolus oviformis. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris (10) Vol. 50. 1898. p. 1038.*
1416. — *Sur les modes de reproduction de Klossia helicina Schneider. Ibid. p. 1083.*
1417. — *Sur les modes de reproduction d'Isospora Lacazei. Ibid. p. 1139.*

1418. **Laveran, A.**, *Au sujet des altérations cellulaires produites par les Coccidies. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 52. 1900. p. 378.*
1419. — *Sur une hémogrégarine de la Couleuvre argus. In: Compt. rend. Acad. Sc. Paris. Vol. 147a. 1908. p. 103.*
1420. — *Au sujet des hémogrégarines de Tupinambus algericus L. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 67. 1909. p. 9.*
1421. — et **Mesnil, F.**, *Deux Hémogrégarines nouvelles des Poissons. In: Compt. rend. Acad. Sci. Paris. Vol. 133. 1901. p. 572.*
1422. — — *Sur deux Coccidies intestinales de la Rana esculenta. Ibid. Vol. 54. 1902. p. 857.*
1423. — — *Sur la Coccidie trouvée dans le rein de la Rana esculenta et sur l'infection générale qu'elle produit. In: Compt. rend. Acad. Scienc. Paris. Vol. 135. 1902. p. 82.*
1424. — — *Sur quelques Protozoaires parasites d'une Tortue. Ibid. 1902. p. 609.*
1425. — et **Pettit, A.**, *Sur les formes de multiplication endogène de Haemogregarina lacertae. In: Compt. rend. Acad. Sc. Paris. Vol. 147b. 1908. No. 25. p. 1378.*
1426. — — *Sur les formes de multiplication endogène de Haemogregarina platydactyli Billet. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 69. 1910. p. 167.*
1427. **Léger, L.**, *Echinospora Labbei n. g. n. sp. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. (10) Vol. 49. 1897. p. 987.*
1428. — *Sur une nouvelle Coccidie à microgamètes ciliées (Echinospora Labbei et E. ventricosa.) In: Compt. rend. Acad. Scienc. Paris. Vol. 127. 1898. p. 418.*
1429. — *Sur la morphologie et le développement des microgamètes des Coccidies. In: Arch. Zool. expérim. générale. Notes et Revue. (3) Vol. 6. 1898.*
1430. — *Essai sur la classification des Coccidies. In: Ann. Mus. Hist. nat. Marseille. (2) Bull. 1. 1898. p. 71.*
1431. — *Sur la présence d'une Coccidie coelomique chez l'Olocrates abbreviatus. In: Arch. Zool. expér. générale. Notes et Revue. (3) Vol. 13. 1900. p. 1.*
1432. — *Sur le genre Eimeria. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 52. 1900. p. 575.*
1433. — *Le genre Eimeria et la classification de Coccidies. Ibid. p. 576.*
1434. — *Caryospora simplex. Coccidie monosporée et la classification des Coccidies. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 22. 1911. H. 1. p. 71—88.*
1435. **Lermantoff, E.**, *Ueber Myriospora trophoniae n. gen., n. sp., ein neues, in Trophonia plumosa parasitierendes Coccidium. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 32. 1913. p. 205.*
1436. **Lesage, J.**, et **Solanet, E.**, *Sur les caractères et la fréquence de „haemogregarina leptodactyli", dans le sang des grenouilles de l'Argentine. In: Compt. rend. de la Soc. de Biol. Vol. 65. 1908. p. 295.*
1437. **Leuckart, R.**, *Die Parasiten des Menschen. 2. Aufl. Vol. 1. 1. Abt. 1879.*
1438. **Lühe, M.**, *Ueber Geltung und Bedeutung der Gattungsnamen Eimeria und Coccidium. In: Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 31. 1902. p. 771.*
1439. — *Ergebnisse der neueren Sporozoenforschung. Zusammenfassende Darstellung mit besonderer Berücksichtigung der Malariaparasiten und ihrer nächsten Verwandten. I. Entwicklungszyklus der Coccidien. Ebenda. Vol. 27. 1900. p. 368.*
1440. — *Dasselbe, erweiterter Abdruck. Jena (Gustav Fischer) 1900.*
1441. — *Die Coccidienliteratur der letzten 4 Jahre. In: Zool. Centralbl. Vol. 10. 1903. p. 617.*
1442. — *Ueber den Schrotausschlag der Schweine und das sog. Coccidium fuscum. In: Centralbl. f. Bakt. Orig. Vol. 39. 1901. p. 693.*
1443. **Lutz, A.**, *Ueber die Drepanidien der Schlangen etc. Ein Beitrag zur Kenntnis der Hämosporidien. In: Centralbl. f. Bakt. etc. Vol. 29. 1901. p. 390.*
1444. **Mesnil, F.**, *Coccidies et paludisme. I. partie. Cycle évolutif des Coccidies. In: Revue génér. des Scienc. Année 10. 1899. No. 6. p. 213.*
1445. — *Les travaux récents sur les Coccidies. In: Bull. Inst. Pasteur. Vol. 1. 1904. No. 12 u. 13.*
1446. **Metzner, Rud.**, *Untersuchungen an Coccidium cuniculi. I. Teil. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 2. 1903. p. 13.*
1447. **Mezincescu, D.**, *Leucocytozoon Ziemanni et Trypanosomes chez l'épervier (Falco nisus). Ibid. Vol. 66. 1909. p. 328.*
1448. **Moldovan, J.**, *Der Entwicklungsgang des Leucocytozoon Ziemanni im Steinkauz und in der Kultur. In: Verh. Ges. Deutsch. Nat. Aerzte Vers. 85 Tl. 2. Hälfte 2. 1914. p. 1095—1098.*
1449. — *Untersuchungen über den Zeugungskreis des Leucocytozoon Ziemanni. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 34. 1914. p. 249.*
1450. **Moroff, Th.**, und **Fiebiger**, *Ueber Eimeria subepithelialis. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 6. 1905. p. 166.*

1451. **Moroff, Th.,** — *Untersuchungen über Coccidien. I. Adelea zonula. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 8. 1906. p. 17.*
1452. **Moussu, G., et Marotel, G.,** *La coccidiose du Mouton et son parasite. In: Parasitol. Vol. 6. 1902. p. 82.*
1453. **Neresheimer, E.,** *Ueber das Eindringen von Lankesterella speziell in die Froschblutkörperchen. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 16. 1909. H. 2.*
1454. **Neumann, R. O.,** *Studien über protozoische Parasiten im Blut von Meeresfischen. In: Zeitschr. f. Hygiene und Infektionskrankheiten. Vol. 64. 1909. H. 1. p. 1.*
1455. **Nöller, W.,** *Ueber eine neue Schizogonie von Lankesterella minima Chaussat. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 24. 1912. p. 201—208.*
1456. **Opie, E. L.,** *On the Haemocytozoa of Birds. In: Journ. experim. Medicine. Vol. 3. 1898. p. 79. pl. 9.*
1457. **Patton, W. S.,** *The Haemogregarines of Mammals and Reptiles. In: Parasitology. Vol. 1. 1908. p. 319.*
1458. **Pérez, C.,** *Sur une Coccidie nouvelle (Adelea Mesnili) n. sp. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. (11) Vol. 51. 1899. p. 694.*
1459. — *Le cycle évolutif d'Adelea Mesnili, Coccidie coelomique parasite d'une Lepidoptère. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 2. 1903. H. 1. p. 1.*
1460. **Pfeiffer, R.,** *Beiträge zur Protozoenforschung. I. Die Coccidienkrankheit der Kaninchen. Berlin 1892.*
1461. **Pixell-Goodrich, Helen L. M.,** *The sporogony and systematic position of the Aggregatidae. In: Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. Vol. 60. 1914. p. 159—174.*
1462. **Porter, A.,** *The leucocytozoa: protozoal parasites of the colourless corpuscles of the blood of vertebrates. In: Science Progress. 1909. No. 14.*
1463. — *Leucocytozoon musculi, sp. n., a parasitic protozoon from the blood of white mice. In: Proc. Zool. Soc. London. 1908. p. 703.*
1464. **Prowazek, S. v.,** *Untersuchungen über Hämogregarinen. In: Arb. aus d. Kais. Gesundheitsamt. Vol. 26. 1907. p. 32.*
1465. — *Ueber Hämogregarinen aus Porocephalus moniliformis. In: Zool. Anz. Vol. 33. 1908. p. 465.*
1466. **Reich, F.,** *Das Kaninchencoccid Eimeria Stiedae nebst einem Beitrag zur Kenntnis von Eimeria falciformis. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 28. 1912. p. 1.*
1467. **Reichenow, E.,** *Haemogregarina Stepanowi. Die Entwicklungsgeschichte einer Hämogregarine. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 20. 1910. p. 252.*
1468. — *Der Zeugungskreis der Haemogregarina Stepanowi. In: Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde, Berlin. 1910.*
1469. — *Die Hämogregarinen. In: Handb. der pathogenen Protozoen. Vol. 2. 1912. p. 602*
1470. — *Ueber den Zeugungskreis von Karyolysus lacertae. In: Sitz.-Ber. Ges. natur f Freunde. Berlin 1912. p. 468.*
1471. — *Karyolysus lacertae, ein wirtwechselndes Coccidium der Eidechse Lacerta muralis und der Milbe Liponyssus saurarum. In: Arb. Gesundh.-Amt Berlin. Vol. 45. 1913. p. 317.*
1472. — *und* **Schellack, C.,** *Streitfragen in der Coccidienforschung. In: Zool. Anz. Vol. 39. 1912. p. 609—617.*
1473. **Ross, Ed. H.,** *The development of a Leucocytozoon of Guinea-Pigs. In: Proc. R. Soc. London. Vol. 85 B. 1912. p. 67—72.*
1474. **Sambon, L. W.,** *Haemogregarines and „Parasitology". In: Journ. trop. Med. Hyg. London. Vol. 12. 1909. p. 111.*
1475. — *The haemogregarines of snakes. Ibid. Vol. 12. No. 2. p. 22, No. 3. p. 38, No. 4. p. 48, No. 5. p. 70.*
1476. — *and* **Seligmann, C. G.,** *Dasselbe. Ibid. Vol. 11. 1908. No. 23. p. 355; No. 24. p. 374; Vol. 12. 1909. No. 2. p. 22; No. 3. p. 38; No. 4. p. 48.*
1477. — *Remarks on the avian haemoprotozoa of the genus Leukocytozoon Danilewsky. Ibid. Vol. 11. 1908. No. 16. p. 245, No. 21. p. 325; Vol. 12. 1909. No. 3. p. 37.*
1478. **Schaudinn, F.,** *Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Vol. 13. 1900. p. 197.*
1479. — *Studien über krankheitserregende Protozoen. I. Cyclospora caryolytica Schaud. etc. In: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt Berlin. Vol. 18. 1901. p. 378.*
1480. — *und* **Siedlecki,** *Beiträge zur Kenntnis der Coccidien. In: Verh. d. Deutschen Zool. Ges. 1897.*
1481. **Schellack, C.,** *Untersuchungen über die Coccidien aus Lithobius und Scolopendra (Barrouxia, Adelea, Eimeria). In: Verh. Deutsch. Zool. Ges. Vers. 22. 1912. p. 163.*
1482. — *Coccidien-Untersuchungen. II Die Entwicklung von Adelina dimidiata A. Schn., einem Coccidium aus Scolopendra cingulata Latr. In: Arb. a. d. Gesundh.-Amt Berlin. Vol. 45. 1913. p. 269.*

1483. **Schellack, C.,** und **Reichenow, E.,** *Coccidien-Untersuchungen. I. Barrouxia schneideri. In: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt in Berlin. Vol. 44. 1913. p. 30.*
1484. **Schuberg, A.,** *Die Coccidien aus dem Darm der Maus. In: Verh. Nat.-Med. Verein Heidelberg. N. F. Vol. 5. 1895.*
1485. **Sergent, E.,** *Sur une Coccidie nouvelle (Diplospora Mesnili) parasite du Caméléon vulgaire. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 54. 1902. p. 1260.*
1486. **Siedlecki, M.,** *Reproduction sexuée de la Coccidie de la Seiche (Benedenia). In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. (10) Vol. 50. 1898. p. 540.*
1487. — *Reproduction sexuée chez Coccidium proprium Schn. Ibid. 1898. p. 664.*
1488. — *Étude cytologique de Adelea ovata Schn. In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 13. 1899. p. 169.*
1489. — *Étude cytologique de la Coccidie de la Seiche. Ibid. Vol. 12. 1898. p. 799.*
1490. — *Cycle évolutif de la Caryotropha Mesnili. In: Bull. Acad. Scienc. Cracovie. 1902. p. 561.*
1491. **Siegel,** *Die geschlechtliche Entwicklung von Haemogregarina Stepanowi im Rüsselegel, Placobdella catenigera. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 2. 1903. p. 339.*
1492. **Simond, P. L.,** *Note sur le dimorphisme évolutif de Karyophagus salamandrae Steinh. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. (10) Vol. 48. 1896. p. 1061.*
1493. **Smith, T.** and **Johnston, H. P.,** *On a Coccidium (Klossiella muris gen. et spec. nov.), parasitic in the renal epithelium of the Mouse. In: Journ. exper. Medicine. Vol. 6. 1902. p. 313.*
1494. **Swellengrebel, N. St.,** *Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von Isospora bigemina (Stiles). In: Arch. f. Protistenk. Vol. 32. 1914. p. 379.*
1495. **Tyzzer, E. E.,** *An extracellular Coccidium, Cryptosporidium muris. In: Journ. med. Res. Vol. 23. 1910. p. 487.*
1496. — *Cryptosporidium parvum, a Coccidium found in the small intestine of the common Mouse. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 26. 1912. p. 294—412.*
1497. **Voisin, V.,** *Zur Morphologie und Biologie einiger Coccidienformen. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Vol. 14. 1900. p. 61.*
1498. **Wasielewsky, Th. v.,** *Studien und Mikrophotogramme zur Kenntnis der pathogenen Protozoen. I. Studien über den Bau, die Entwicklung und über die pathogene Bedeutung der Coccidien. Leipzig 1904.*
1499. **Woodcock, H. M.,** *Notes on Sporozoa. No. II, III, and IV. In: Quart. Journ. micr. Sci. Vol. 58. 1912. p. 171.*
1500. — *Studies on avian Haemoprotozoa: No. III. Observations on the development of Trypanosoma noctuae in Culex pipiens; with Remarks on the other parasites occurring. In: Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 60. 1914. p. 399—433.*

### 3. Schriften über Hämosporidien.

1501. **Alten, H. v.,** *Ueber die Entwicklung und systematische Stellung des Erregers der Vogelmalaria, Plasmodium praecox. In: Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. I. Orig. Vol. 63. 1912. p. 228—241.*
1502. **Anschütz, G.,** *Ueber den Entwicklungsgang des „Haemoproteus orizivorae" n. sp. In: Centralbl. Bakt. Paras. Abt. I. Orig. Vol. 51. 1909. p. 654.*
1503. — *Ueber Uebertragungsversuche von Haemoproteus orizivorae und Trypanosoma paddae, nebst Bemerkungen über den Entwicklungsgang des ersteren. Ibid. Vol. 54. 1910. p. 329.*
1504. **Aragao, H. de Beaurepaire,** *Ueber den Entwicklungsgang und die Uebertragung von Haemoproteus columbae. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 12. 1908. p. 154.*
1505. — and **Neiva, A.,** *Contribution to the study of the intraglobular parasites of the lizards. Two new species of Plasmodium, Pl. diploglossi n. sp. and Pl. tropiduri n. sp. In: Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro. Vol. 1. 1909. p. 44.*
1506. **Argutinsky, P.,** *Malariastudien. I. In: Arch. f. mikr. Anat. Vol. 59. 1901. p. 315. Taf. 18—21.*
1507. — *Malariastudien. II. Ebenda. Vol. 61. 1902. p. 331. Taf. 13.*
1508. **Bass, C. C.,** and **Johns, T. M.,** *The cultivation of malarial Plasmodia (Plasmodium vivax and Plasmodium falciparum) in vitro. In: Journ. exper. Med. Vol. 16. 1912. p. 567.*
1509. **Bastianelli, Bignami** e **Grassi,** *Coltivazione delle semiluue malariche del uomo nel Anopheles claviger. In: Rend. R. Acc. Lincei. Vol. 7. 1898. p. 11.*
1510. **Berenberg-Gossler, H. v.,** *Beiträge zur Naturgeschichte der Malariaplasmodien. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 16. 1909. p. 245.*
1511. **Bertarelli, E.,** *Die Malaria der Affen (Referat). In: Centralbl. Bakt. Abt. I. Vol. 43. 1909. p. 280.*

1512. **Bertrand, D. M.,** *Les parasites pigmentés endoglobulaires de vertébrés. Paris, Jouve et Cie., Editeurs, 1911. p. 103 (cf. Literatur ibid. p. 103—112.)*
1513. **Blanchard, R., et Langeron, M.,** *Le paludisme des Macaques (Plasmodium cynomolgi Mayer, 1907). In: Arch. Parasitol. Vol. 15. 1913. p. 529.*
1513a. — — *Nouvelles recherches sur le paludisme des Macaques d'après les notes posthumes de Xavier Bouniol. Ibid. p. 599.*
1514. **Bonet, G.,** *Sur deux Hémocytozoaires pigmentés des Reptiles. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 66. 1909. p. 43.*
1515. **Bruce, D., Harvey, D., Hamerton, A. E.,** and **Lady Bruce,** *Plasmodium cephalophi, sp. nov. In: Proc. R. Soc. London. Vol. 87 B. 1913. p. 45.*
1516. **Cardamatis, J. P.,** *Le paludisme des oiseaux en Grèce. Étude biologique et histologique du parasite de Danilewsky. In: Centralbl. Bakt. Par. Inf. Abt. I. Orig. Vol. 52. 1909. p. 351.*
1517. **Celli, A.,** und **Sanfelice,** *Ueber die Parasiten der roten Blutkörperchen im Menschen und in den Tieren. In: Forschritte d. Med. Vol. 9. 1891.*
1518. **Danilewsky,** *Sur les microbes de l'infection malarique etc. In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 4. 1890. p. 752.*
1519. — *Contribution à l'étude de la microbiose malarique. Ibid. Vol. 5. 1891. p. 758.*
1520. **Darling, S. T.,** *Transmission of malarial fever in the Canal zone by Anopheles Mosquitoes. In: Am. Med. Ass. 60. Ann. Sess. Atlantic City. June 1909.*
1521. — *Studies in relation to Malaria. In: Isthmian Canal Comm. Lab. Board of Health. Departm. of Saltation. Washington 1910.*
1522. **Dionisi, A.,** *La malaria di alcune pipistrelli. In: Ann. d' Igiene sperim. Vol. 9. Vgl. auch oben S. 921.*
1523. **Dobell, C. C.,** *Contributions to the life-history of Haemocystidium Simondi C. u. W. In: Festschr. 60. Geb. R. Hertwigs. Vol. 2. 1910. p. 125.*
1524. **Donovan, C.,** *Notes on malaria and Kala-Azar. In: The Journal of trop. Med. and Hyg. Vol. 12. 1909. No. 13.*
1525. **Flu, P. C.,** *Untersuchungen über Affenmalaria. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 12. 1909. p. 320.*
1526. **Golgi,** *Ueber den angeblichen Bacillus von Klebs etc. In: Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. v. Ziegler. Vol. 4. 1888. p. 421. (Zuerst: Giornale d. R. Acc. d. Med. Torino. 1885. p. 734.)*
1527. **Gonder, R.,** und **Behrenberg-Gossler, H. v.,** *Untersuchungen über Malariaplasmodien der Affen. In: Malaria Internat. Archiv. Vol. 1. 1908. p. 49.*
1528. — und **Rodenwaldt, E.,** *Experimentelle Untersuchungen über Affenmalaria. In: Centralbl. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 54. 1910. p. 237.*
1529. **Grassi, B.,** *Die Malaria etc. 2. Aufl. Jena (Gustav Fischer) 1901.*
1530. **Jancsó, N.,** *Zur Frage der Infektion bei Anopheles mit Malariaparasiten bei niederer Temperatur. In: Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 36. 1903. p. 624.*
1531. — *Der Einfluß der Temperatur auf die geschlechtliche Generationsentwicklung der Malariaparasiten und auf die experimentelle Malariaerkrankung. Ibid. Vol. 38. 1905. p. 650.*
1532. **Kerschbaumer, F.,** *Malaria, ihr Wesen, ihre Entstehung und ihre Verhütung. Wien und Leipzig 1901.*
1533. **Koch, R.,** *Reiseberichte über Rinderpest etc. Berlin (Julius Springer) 1898.*
1534. — *Ueber die Entwicklung der Malariaparasiten. In: Zeitschr. f. Hyg. Vol. 32. 1899. p. 1.*
1535. — *Zusammenfassende Darstellung der Ergebnisse der Malariaexpedition. In: Deutsche med. Wochenschr. 1900. No. 49.*
1536. — *Die Bekämpfung der Malaria. In: Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskr. Vol. 43. 1903.*
1537. **Labbé, A.,** *Recherches sur les parasites endoglobulaires du sang des Vertébrés. In: Arch. Zoolog. expér. et génér. Vol. 2. 1894. p. 55—258. 10 Taf.*
1538. **Laveran, A.,** *Un nouveau parasite trouvé dans le sang des malades atteints de fièvre palustre etc. In: Bull. et Mém. de la Soc. méd. des Hôpitaux de Paris. Vol. 17. 1880.*
1539. — *Traité du paludisme. Paris 1898.*
1540. — *Les Hématozoaires endoglobulaires. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 53. 1901. p. 798.*
*(Sowie zahlreiche kleinere und größere Arbeiten über Blutparasiten. Vgl. Literatur bei Ruge. No. 1559.)*
1541. — et **Pettit, A.,** *Sur un hémamibe de Melopelia leucoptera L. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 66. 1909. p. 953.*
1542. **Lühe, M.,** *vgl. No. 1366 dieser Liste.*
1543. **Mac Callum, W. C.,** *On the Haematozoan infection of Birds. In: Journal of experim. Medicine. Vol. 3. 1898. p. 117. pl. 12.*

1544. **Mannaberg**, *Die Malariaparasiten. 1893.*
1545. **Manson, P.**, *Surgeon-Major Ronald Ross' recent investigations on the mosquito-malaria theory. In: Brit. Med. Journ. 1898 (I). p. 1575.*
1546. **Maurer, G.**, *Die Malariaparasiten. In: Münch. med. Wochenschr. Vol. 48. 1901. p. 337.*
1547. **Mezincescu, D.**, *Évolution des ookinètes d'Haemoproteus dans l'intestin des Moustiques. In: Compt. rend. Sol. Biol. Vol. 66. 1909. p. 390.*
1547a. **Neeb, M. H.**, *The parthenogenesis of the female crescent body. In: Journ. trop. Med. Vol. 13. 1910. p. 98.*
1548. — *Dasselbe. In: Philippine Journal of Science. B. Medical Sciences. Vol. 5. 1910. p. 179.*
1549. **Neumann, R. O.**, *Ueber die Blutparasiten von Vesperugo und deren Weiterentwicklung in den Milben der Fledermäuse. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 18. 1909. Heft 1.*
1550. **Neveau-Lemaire, M.**, *L'hématozoaire du paludisme etc. In: Causeries sci. Soc. Zool. France. Vol. 1. 1900. p. 1—24.*
1551. — *Les Hématozoaires du paludisme. Paris 1901.*
1552. **Nicolle, C.**, *et* **Conor, M.**, *La toxoplasmose du Gondi. In: Bull. Soc. Path. exot. Vol. 6. 1913. No. 3.*
1553. **Nuttall, G. A. F.**, *On Haematozoa occuring in wild animals in Africa. In: Parasitology. Vol. 3. 1910. p. 108.*
1554. **Perekropoff, G. I.**, *Ueber Kulturen der Plasmodien des tropischen Fiebers (Malaria tropica). In: Arch. f. Protistenk. Vol. 35. 1914. p. 139.*
1555. **Pixell, H. L. M.**, *Notes on Toxoplasma gondii. In: Proc. R. Soc. Ser. B. Vol. 87. 1913. Biol. Sciences. p. 67.*
1556. **Prowazek, S. v.**, *Halteridium und Haemoproteus der Vögel. In: Handbuch der pathogenen Protozoen. Bd. II. Vol. 2. 1912. p. 568.*
1557. — *Die Malaria der Vögel. In: Handbuch der pathogenen Protozoen. Vol. 2. 1912. p. 589.*
1558. **Ross, R.**, *Untersuchungen über die Malaria. (Deutsche Uebersetzung.) Jena 1905. (Darin historische Uebersicht über die Entdeckungen des Autors.)*
1559. **Ruge, R.**, *Einführung in das Studium der Malariakrankheiten. 2. Aufl. Jena. 1906.*
1560. — *Malariaparasiten. In: Handb. d. pathogenen Mikroorg. Vol. 1. p. 709. (Jena 1903.)*
1561. **Schaudinn, F.**, *Ueber den Generationswechsel bei Coccidien und die neuere Malariaforschung. In: Sitzungsber. d. naturf. Freunde Berlin 1899. p. 159.*
1562. — *Der Generationswechsel der Coccidien und Hämosporidien. In: Zool. Centralbl. Vol. 6. 1899. p. 765.*
1563. — *Studien über krankheitserregende Protozoen. II. Plasmodium vivax etc. In: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt Berlin. Vol. 19. 1902. p. 169.*
1564. — *vgl. No. 18 der Liste S. 73.*
1565. **Schingareff, A. J.**, *Les hémosporidies des Chauves-Souris. In: Arch. Sci. Biol. St. Pétersbourg. Vol. 12. 1906. p. 181.*
1566. **Sergent, E.** *et* **E.**, *Hémamibes des Oiseaux et Moustiques. Générations alternantes de Schaudinn. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 58. 1905.*
1567. — — *Sur le second hôte de l'Hémoproteus (Halteridium) du pigeon. Ibid. Vol. 61. 1906. p. 494.*
1568. — — *Études épidémiologiques et prophylactiques du paludisme. In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 21. 1907. p. 1.*
1569. — — *Sur la structure fine des sporozoites de Plasmodium relictum Grassi et Feletti (= Proteosoma). In: Compt. rend. Acad. Sci. Vol. 147. 1900. p. 439.*
1570. **Shibayama, G.**, *On malaria parasites of the Orang outan. In: Philippine Journ. Sci. Vol. 5. 1910. p. 189.*
1571. **Simond, P. L.**, *Sur un Hématozoaire endoglobulaire pigmenté des Tortues. In: Comp. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 53. 1901.*
1572. — *Contribution à l'étude des Hématozoaires endoglobulaires des Reptiles. In: Ann. Inst. Pasteur. Vol. 15. 1901. p. 319.*
1573. **Wasielewski, Th. v.**, *Studien und Mikrophotogramme zur Kenntnis der pathogenen Protozoen. Heft 2. Untersuchungen über Blutschmarotzer. Leipzig 1908.*
1574. **Yakimoff, W. L.**, *und* **Kohl-Yakimoff, Nina**, *Toxoplasma canis. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 27. 1912. p. 195—206.*
1575. **Ziemann, H.**, *Ueber Malaria und andere Blutparasiten. Jena 1898.*
1576. — *Ueber die Bass'sche Kultur der Malariaparasiten in vitro und die daraus sich ergebenden Resultate. In: Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. I. Orig. Vol. 67. 1913. p. 482.*
1577. — *Ueber die künstliche Weiterentwicklung (in vitro) des Tertian-Malariaparasiten. In: Deutsche med. Wochenschr. Jahrg. 39. 1913. p. 260, 373 — Diskuss. p. 673.*

1578. **Ziemann, H.,** *Ueber die Kultur der Malariaparasiten und der Piroplasmen (Piroplasma canis) in vitro. In: Arch. Schiffs- u. Trop.-Hyg. Vol. 17. 1913. p. 361.*
1579. *— Weiteres über die Züchtung der Malariaparasiten und der Piroplasmen (Piroplasma canis) in vitro. In: Arch. Schiffs-Trop.-Hyg. Vol. 18. 1914. p. 77—93.*

Die fast unübersehbare Literatur über Malaria, besonders vom klinischen, pathologischen und hygienischen Standpunkt aus, ist hier nicht berücksichtigt. Sie findet sich in einer ausführlichen Liste zusammengestellt bei Ruge, No. 1559 dieser Liste.

### 4. Literatur über Stechfliegen.

1580. **Blanchard, R.,** *Les Moustiques. Paris 1915.*
1581. **Eysell, A.,** *Die Stechmücken. In: Mense, Handb. der Tropenkrankheiten. Vol. 2. p. 190.*
1582. **Giles, G. M.,** *A Handbook of Gnats. 2. ed. London 1902.*
1583. *— A revision of the Anophelinae, being the first supplement to the 2. edition of a Handbook of the Gnats or Mosquitoes. London 1904.*
1584. **Grünberg,** *Die blutsaugenden Dipteren. Jena 1908.*
1585. **Theobald, F. V.,** *A Monograph of the Culicidae. 3 vol. London 1901—1903.*

### 5. Schriften über Babesien.

1586. **Bitter,** *Texasfieber in Aegypten. In: 8. internat. Vet.-Kongreß Budapest. Vol. 3. 1905. p. 289.*
1587. **Breinl, A.,** *and* **Hindle,** *Contribution to the morphology and life-history of Piroplasma canis. In: Ann. trop. Med. and Parasit. Vol. 2. 1908. p. 233.*
1588. **Bowhill, T.,** *Equine piroplasmosis or biliary fever. In: Journ. Hygiene. Vol. 5. 1905. p 7.*
1589. **Carini, A.,** *Réproduction expérimentale de la toxoplasmose du lapin. In: Bull. de la Soc. de Path. exot. Vol. 2. 1909. No. 8. p. 465.*
1590. **Carpano, M.,** *Piroplasmosis equi. Parasitentypen. In: Centr. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 73. 1914. p. 13.*
1591. *— Kultur der Pferdepiroplasmen und Betrachtung über die Natur der Anaplasmen. Ibid. p. 42.*
1592. **Christophers,** *Piroplasma canis and its life cycle in the tick. In: Sci. Mem. by Off. of Med. and Sanit. Departm. Gov. India. 1907. No. 29.*
1593. **Doflein, F.,** *1. Aufl. dieses Lehrbuches. Jena 1901.*
1594. **Dschunkowsky** *und* **Luhs,** *Die Piroplasmosen der Rinder. In: Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 35. 1904. p. 486.*
1595. *— — Piroplasmose in Transkaukasien. Referat von Tartakowsky. In: 8. intern. Vet.-Kongreß Budapest. Vol. 3. 1905. p. 290.*
1596. *— — Entwicklungsformen von Piroplasmen in Zecken. In: 9. internat. Vet.-Kongreß. Haag 1909.*
1597. **Ducloux, M. E.,** *Sur une Piroplasmose bacilliforme du boeuf en Tunisie. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 59. 1905.*
1598. **Fantham, H. B.,** *Piroplasma muris. In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 50. 1906. p. 493.*
1599. **França, C.,** *Sur la classification des Piroplasmes et description de deux formes de ces parasites. In: Arch. d. Real Inst. Bacteriol. Camara Pestana. Lissabon 1909. p. 11.*
1600. *— Sur la classification de Piroplasmes. In: Bull. Soc. Portug. Sc. nat. Vol. 3. 1910. p. 11.*
1601. **Galli-Valerio, B.,** *Die Piroplasmose des Hundes. In: Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 34. 1904. p. 367.*
1602. **Gilruth, J. A.,** *The introduction and spread of the Cattle Tick (Boophilus annulatus var. microplus) and of the associated Tick fever (Babesiasis) in Australia. In: Proc. Roy. Soc. Victoria. Vol. 25. 1912. p. 15.*
1603. **Gonder, R.,** *Atoxylversuche bei der Piroplasmose der Hunde. In: Arb. aus d. Kaiserl. Gesundheitsamt. Vol. 27. 1907. p. 301.*
1604. *— Ueber die Entwicklung von Piroplasma parvum in den Organen von küstenfieberkranken Rindern. In: Berl. tierärztl. Wochenschr. 1910. No. 27.*
1605. *— Theileria parva und Babesia mutans. Küstenfieberparasit und Pseudoküstenfieberparasit. Teil I. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 21. 1911. H. 3. p. 223.*
1606. *— Die Entwicklung von Theileria parva, dem Erreger des Küstenfiebers der Rinder in Afrika. Teil I. Ibid. Vol. 21. 1910/11. H. 2. p. 143. Teil II. Ibid. Vol 22. 1910/11. H. 2. p. 170.*

1607. **Gonder, R.,** *The development of Piroplasma parvum. Suppl. to the Annals of the Transvaal Museum. In: Proc. of the Biol. Soc. Pretoria. 1910.*
1608. **Graham-Smith, G. S.,** *A new form of parasite found in the red blood corpuscules of the mole. In: Journ. of Hygiene. Vol. 5. 1905. p. 453.*
1609. **Höfer, P. A.,** *Ueber ein unbekanntes Protozoon im menschlichen Blute bei einem Falle von Anämie. In: Centralbl. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 55. 1910. p. 19.*
1610. **Kinoshita,** *Untersuchungen über Babesia canis. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 8. 1907. p. 294.*
1611. **Kleine,** *Kultivierungsversuche der Hundepiroplasmen. In: Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Vol. 54. 1906. p. 17.*
1612. — *Bemerkung zu Dr. Mayers Arbeit: Beiträge usw. In: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Vol. 12. 1908.*
1613. **Knuth, P.,** *Ueber die Aetiologie der inneren Verblutung (Milzruptur) bei Rindern und über die künstliche Züchtung von Haemophysalis cinnabarina, dem wahrscheinlichen Ueberträger des Erregers dieser Krankheit. In: Arch. f. Schiffs- und Tropenhyg. Vol. 19. 1915. p. 185.*
1614. — *Ueber Piroplasmen bei europäischen Rindern mit besonderer Berücksichtigung ihrer Aetiologie. Ibid. p. 245.*
1615. — *und* **Richters, E.,** *Ueber die Vermehrung von Piroplasma canis auf künstlichen Nährböden. In: Zeitschr. Infektionskrankh., paras. Krankh., Hyg. Haustiere. Vol. 14. 1913. p. 136.*
1616. **Koch, R.,** *On Rhodesian red-water or African coast fever. In: Journ. comp. Path. and Therap. Vol. 16. 1903. p. 273 u. 390.*
1617. — *Vorläufige Berichte über die Ergebnisse einer Forschungsreise nach Ostafrika. In: Deutsche med. Wochenschr. 1905. No. 47.*
1618. — *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Piroplasmen. In: Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Vol. 54. 1906. p. 1.*
1619. **Kossel, R.,** *Hämoglobinurie der Rinder. In: Handb. pathog. Mikroorg. Vol. 1. 1902. p. 841.*
1620. — **Schütz, Weber** *und* **Miessner,** *Ueber die Hämoglobinurie der Rinder in Deutschland. In: Arb. aus d. Kais. Gesundheitsamte. Vol. 20. 1903. p. 1.*
1621. **Krompecher, E., Goldzieher, M., Augyán, J.,** *Protozoenbefunde bei Typhus exanthematicus. In: Centralbl. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 50. 1909. p. 612.*
1622. **Laveran, A.,** *Contribution à l'étude de Piroplasma equi. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 53. 1901. p. 385.*
1623. — *et* **Nicolle,** *Contribution à l'étude de Piroplasma bigeminum. Ibid. Vol. 51. 1899. p. 748.*
1624. **Liehtenheld,** *Ergebnisse der von R. Koch ausgeführten und vorgezeichneten Forschungen über das Küstenfieber der Rinder in Deutsch-Ostafrika. In: Zeitschr. f. Hyg. und Infektionskrankh. Vol. 61. 1908. H. 2. p. 261.*
1625. **Lignières, J.,** *La piroplasmose bovine. In: Arch. Parasit. Vol. 7. 1903. p. 398.*
1626. **Lühe, M.,** *Zur Kenntnis von Bau und Entwicklung der Babesien. In: Zool. Anz. Vol. 30. 1906. p. 45.*
1627. **Marchoux, S.,** *Piroplasma canis chez les chiens du Sénégal. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 52. 1900. p. 97.*
1628. **Martini, E.,** *Entwicklung eines Rinderpiroplasmas und -Trypanosomas in künstlichen Nährböden. Ibid. Vol 64. 1909. p. 385.*
1629. **Marzinowski, E. J.,** *Ueber die Züchtung von Piroplasma equi. In: Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Vol. 62. 1909. H. 5. p. 417.*
1630. — *u.* **Bielitzer, A. W.,** *Piroplasmose des Pferdes in Rußland und die Rolle der Zecke Dermatocentor reticulatus bei ihrer Verbreitung. Ibid. Vol. 63. 1909. H. 1. p. 17.*
1631. **Mayer, M.,** *Ueber das ostafrikanische Küstenfieber der Rinder. In: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Vol. 14. 1910. Beiheft 7. p. 301—324.*
1632. **Meyer, K. F.,** *Das Pseudo-Küstenfieber und das Pirosoma mutans. In: Handbuch pathog. Mikroorganismen. Vol. 7. 1913. p. 526—530.*
1633. — *Afrikanisches Küstenfieber. In: Handbuch pathog. Mikroorganismen. Vol. 7. 1913. p. 539—564.*
1634. **Miyajima,** *On the cultivation of a bovine Piroplasma. In: The Philippine Journ. of Sci. Vol. 2. 1907. p. 83.*
1635. **Motas,** *La piroplasmose ovine, „Carceag". In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 54. 1902. p. 1522.*
1636. **Nicolle, C.,** *et* **Manceaux, L.,** *Sur une infection à corps de Leishman (ou organismes voisins) du Gondi. In: Compt. rend. Acad. Sc. Paris. Vol. 147b. 1908. p. 763.*
1637. — — *Sur un protozoaire nouveau du Gondi. Ibid. Vol. 148. 1909. No. 6. p. 369.*
1638. — — *Dasselbe. (Toxoplasma n. gen.) In: Arch. de l'Institut Pasteur de Tunis. Vol. 2. 1909. p. 97.*

1639. **Nuttal, G.,** *The Ixodoidea or ticks, Spirochaetosis in man and animals, piroplasmosis. In: Journ. Roy. Inst. publ. Health. 1908. (Repr.)*
1640. *— and* **Graham-Smith,** *Canine piroplasmosis. I—VI. In: Journal Hygiene. Vol. 4—7. 1904—1907.*
1641. *— — The mode of multiplication of Piroplasma bovis, P. pitheci in the circulating blood compared with that of P. canis, with notes on other species of Piroplasma. In: Parasitology. Vol. 1. 1908. No. 2. p. 134.*
1642. *— — The development of Piroplasma canis in culture. Ibid. Vol. 1. 1908. p. 243.*
1643. *—* **Fantham, H. B.,** *and* **Porter, A.,** *Observations of Theileria parva. Ibid. Vol. 11. 1910.*
1644. **Ollwig** *und* **Manteuffel,** *Babesia mutans in Deutsch-Ostafrika und Beobachtungen zur mikroskopischen Differentialdiagnose dieses Parasiten. In: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Vol. 14. 1910. p. 765.*
1645. *— — Die Babesien. In: Handbuch der pathogenen Protozoen. Vol. 2.1912. p. 517.*
1646. **Patton, W. S.,** *Preliminary report on a new piroplasm (Piroplasma Gibsoni sp. nov.) found in the blood of the hounds of the Madras Hunt and subsequently discovered in the blood of the jackal „Canis aureus". In: Bull. Soc. Pathol. exot. Vol. 3. 1910. p. 274.*
1647. **Seidelin,** *Zur Aetiologie des gelben Fiebers. In: Berl. klin. Wochenschr. 1909. No. 18.*
1648. **Smith, Th.,** *and* **Kilborne, F.,** *Investigations into the nature, causation and prevention of Texas- or southern cattle-fever. 8. and 9. Ann. Rep. Bur. of Animal Industry. Washington 1893. p. 177.*
1649. **Splendore, A.,** *Sur un nouveau protozoaire parasite du lapin. In: Bull. de la Soc. de Path. exot. Vol. 2. No. 8. p. 462.*
1650. **Theiler, A.,** *Die Malaria des Pferdes. Inaug.-Diss. Zürich 1901.*
1651. *— The Piroplasma bigeminum of the immune ox. In: Journ. Roy. Army Med. Corps. Vol. 3. 1904. p. 469.*
1652. *— East coast fever. Ibid. Dec. 1904.*
1653. *— Report of the Government Veterinary Bacteriologist, in the Report of the Department of Agriculture in Transvaal. 1903—1906; 1906—1907; 1907—1910.*
1654. *— Prophylaxis of the tropical diseases. In: 9. internat. Vet.-Kongreß Haag 1909.*
1655. *— Anaplasma marginale. In: Ann. Transvaal Mus. Vol. 2. 1910. p. 53.*
1656. *— Notes on the stock diseases of German and British East Africa etc. In: Transvaal Agricult. Journ. Vol. 8. 1910.*
1657. *— Quelques observations concernant la transmission du Piroplasma bigeminum par des tiques. In: Bull. de la Soc. de Pathol. exot. Vol. 2. 1909. No. 7. p. 384.*
1658. *— Weitere Beobachtungen, betreffend die Uebertragung von Küstenfieber vermittels Zecken. In: Zeitschr. Infektionskrh., paras. Krankh., Hyg. Haustiere. Vol. 12. 1912. p. 26.*
1659. **Thiroux, A.,** *et* **Teppaz, A.,** *Sur le Leucocytozoon piroplasmoides Dudeux, de la lymphangite épizootique des équidés. In: Compt. rend. Acad. Sc. Vol. 147. No. 22. p. 1075.*
1660. **Vrijburg, A.,** *Einige Untersuchungen über Babesia bigemina. In: Zeitschr. Infektionskrh., paras. Krankh., Hyg. Haustiere. Vol. 13. 1913. p. 180.*
1661. **Walker, S.,** *The diagnosis of the bacillary piroplasmosis etc. In: Report of the Gov. Vet. Bact. 1909.*
1662. **Yakimoff, W. L., Kohl-Yakimoff, N., Korssak, D. W.,** *Hämoparasitologische Notizen. In: Centralbl. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 55. 1910. p. 370.*
1663. **Ziemann,** *Vorläufiger Bericht über das Vorkommen von Texasfieber bei den Rindern in Kamerun etc., sowie über die „Tiermalaria". In: Deutsche med. Wochenschr. Vol. 29. 1903. p. 289.*

## 7. Schriften über Gregarinen.

1664. **Beauchamp, P. de,** *Recherches sur les Rhytidocystis parasites des Ophélies. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 31. 1913. p. 138.*
1665. **Beneden, E. Van,** *Recherches sur l'évolution des Grégarines. In: Bull. Ac. Roy. Belg. Vol. 31. 1871. p. 3.*
1666. **Berndt,** *Beitrag zur Kenntnis der im Darm von Tenebrio molitor lebenden Gregarinen. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 1. 1902.*
1667. **Brasil, L.,** *Recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. In: Arch. Zool. expér. Sér. 14. Vol. 3. 1905. p. 17.*
1668. *— Nouvelles recherches etc. Ibid. Sér. 14. Vol. 4. 1905. p. 69.*
1669. **Caullery, M., et Mesnil, F.,** *Sur l'évolution d'une groupe de Grégarines etc. (Selinidium). Compt. rend. Soc. Biol. Paris. (11) Vol. 51. 1899. p. 7 u. 8.*

1670. **Caullery, M.,** et **Mesnil, F.,** *Le parasitisme intracellulaire des Grégarines. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 53. p. 84; ebenso: Compt. rend. Acad. Scienc. Paris. Vol. 132. 1901. p. 220.*

1671. **Crawley, B.,** *The progressive movement of Gregarines. In: Pr. Acad. Nat. Science. Philadelphia. 1902. p. 4.*

1672. **Cuénot, L.,** *Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. In: Arch. Biol. Vol. 17. 1901. p. 581. Taf. 18—21.*

1673. **Duke, H. Lyndhurst,** *Some observations on a new gregarine (Metamera Schubergi n. g. n. sp.). In: Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. 55. 1910. p. 261.*

1674. **Fantham, H. B.,** *The Schizogregarines: A review and a new classification. In: Parasitology. Vol. 1. 1908. p. 369 (daselbst Literatur).*

1675. **Hesse, Edmond,** *Contribution à l'étude des Monocystidées des Oligochaetes. In: Arch. de Zool. expér. gén. Vol. 43. Sér. 5. Vol. 3. 1909. p. 27.*

1676. **Hoffmann, R.,** *Ueber Fortpflanzungserscheinungen von Monocystideen des Lumbricus agricola. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 13. 1908. p. 139.*

1677. **Kuschakewitsch, G.,** *vgl. No. 285 der Liste p. 296.*

1678. **Léger, L.,** *Recherches sur les Grégarines. In: Tablettes Zoologiques. Vol. 3. 1, 2. 1892. p. 1—182. Taf. 1—22.*

1679. — *Contribution à la connaissance des Sporozoaires. Études sur le Lithocystis Schneideri. In: Bull. sci. France Belgique. Vol. 30. 1897. p. 240. 3 Taf.*

1680. — *La reproduction sexuée chez les Ophryocystis. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 53. p. 927; ebenso Compt. rend. Acad. Scienc. Paris. Vol. 131. p. 761.*

1681. — *vgl. oben No. 236 der Liste S. 297.*

1682. — *Étude sur Taeniocystis mira. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 7. 1906. p. 307.*

1683. — *Les Schizogrégarines des Trachéates. 1. Le genre Ophryocystis. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 8. 1907. p. 159.*

1684. — *Les Schizogrégarines des Trachéates. 2. Le genre Schizocystis. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 18. 1909. Heft 1. p. 88.*

1685. — *et* **Duboscq,** *vgl. No. 287 der Liste 297.*

1686. — — *La reproduction sexuée chez Pterocephalus. In: Arch. Zool. exp. Notes et Revues. Sér. 4. Vol. 1. 1904. p. CXLI.*

1687. — — *vgl. No. 288 der Liste S. 297.*

1688. — — *Selenicollidium intermedium Lég. et Dub. et la systématique des Sporozoaires. In: Arch. de Zool. expér. et gén. Sér. 5. T. 5. 1910. p. 187.*

1689. **Léger, L.** *et* **Duboscq,** *La reproduction sexuée chez les Actinocéphalides. In: Compt. rend. Acad. Sc. Vol. 148. 1909. No. 3. p. 190.*

1690. — — *Études sur la sexualité chez les Grégarines. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 17. 1909. p. 19.*

1691. — — *La reproduction sexuée chez les Actinocéphalides. In: Ann. Univ. Grenoble. Vol. 21. 1909. p. 223.*

1692. — — *Sur les premiers stades du développement des Grégarines du genre Porospora (Nematopsis). In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 75. 1913. p. 95.*

1693. **Lieberkühn, N.,** *Evolution des Grégarines. In: Mém. cour. Acad. Roy. Belgique. Vol. 26. 1854.*

1694. **Lühe, M.,** *Bau und Entwicklung der Gregarinen. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 4. 1904. p. 88. (Daselbst ausführliches Literaturverzeichnis.)*

1695. **Machado, A.,** *Ueber den Entwicklungskreis einer Gregarine, Schizocystis spinigeri aus Spiniger spec. In: Mem. Inst. Oswaldo Cruz. Rio de Janeiro. Vol. 5. 1913. p. 5.*

1696. **Minchin, E. A.,** *Observations on the Gregarines of the Holothurians. In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 34. 1893. p. 279.*

1697. **Moroff, Th.,** *vgl. No. 291 der Liste S. 297. Daselbst Literatur.*

1698. **Mulsow, K.,** *Ueber Fortpflanzungserscheinungen bei Monocystis rostrata n. sp. In: Arch. f. Prostistenk. Vol. 22. 1911. Heft 1. p. 20.*

1699. **Nussbaum, J.,** *Ueber die geschlechtliche heterogene Fortpflanzung einer im Darmkanal von Henlea leptodera Vejd. schmarotzenden Gregarine Schaudinnella henleae. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 75. 1903.*

1700. **Paehler, F.,** *vgl. No. 259 der Liste S. 296.*

1701. **Porter, A.,** *Merogregarina amaroucii nov. gen. nov. sp., a sporozoon from the digestive tract of the Ascidian Amaroucium sp. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 15. 1909. Heft 1 u. 2.*

1702. **Prowazek, S.,** *Zur Entwicklung der Gregarinen. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 1. 1902. Taf. 9.*

1703. **Schellack, C.,** *Ueber die Entwicklung und Fortpflanzung von Echinomera hispida. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 9. 1907. p. 297.*

1704. **Schewiakoff, W.,** *Ueber die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 58. 1894. p. 340.*
1705. **Schneider, Al.,** *Zahlreiche Arbeiten in: Tablettes zoologiques und in: Arch. Zool. expér.*
1706. **Schnitzler,** *vgl. No. 267 der Liste S. 297.*
1707. **Siedlecki, M.,** *Contribution à l'étude des changements cellulaires provoquées par les Grégarines. Arch. Anat. microsc. Vol. 4. 1900. p. 87.*
1708. **Sokolow, B.,** *Studien über Physiologie der Gregarinen. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 27. 1912. p. 260.*
1709. **Wolters, M.,** *Die Konjugation bei Gregarinen. In: Arch. f. mikr. Anat. Vol. 37. 1891. p. 99—138. Taf. 5—8.*
1710. **Woodcock, H. M.,** *On Cystobia irregularis. In: Arch. Zool. expér. Sér. 4. Vol. 2. 1904.*

## 8. Schriften über Cnidosporidien.

1711. **Auerbach, M.,** *Ein Myxobolus im Kopf von Gadus aeglefinus. In: Zool. Anz. Vol. 30. 1906. p. 568.*
1712. — *Bemerkungen über Myxosporidien heimischer Süßwasserfische. Ebenda. Vol. 32. 1907. p. 456.*
1713. — *Bemerkungen über Myxosporidien. Ebenda. Vol. 34. 1909. p. 65.*
1714. — *Die Sporenbildung von Zschokkella und das System der Myxosporidien. In: Zool. Anz. Vol. 35. 1909. p. 240.*
1715. — *Bericht über eine Studienreise nach Bergen. Verh. d. Naturw. Ver. Karlsruhe. Vol. 21. 1909.*
1716. — *Die Cnidosporidien (Myxosporidien, Actinomyxidien, Microsporidien). Eine monographische Studie. Leipzig, W. Klinkhardt, 1910. 8°. 262 pp. 83. Fig. 18 M.*
1717. — *Unsere heutigen Kenntnisse über die geographische Verbreitung der Myxosporidien. In: Zool. Jahrb. Abt. Syst. Vol. 30. 1911. p. 471—494.*
1718. — *Studien über die Myxosporidien der norwegischen Seefische und ihre Verbreitung. In: Zool. Jahrb. Abt. Syst. Vol. 34. 1912. p. 1—50.*
1719. — *Bemerkungen über den Infektionsmodus der Seefische mit Myxosporidien. In: Zool. Anz. Vol. 39. 1912. p. 617—623.*
1720. — *Die Sporenbildung der Myxosporidien. In: Zool. Anz. Vol. 40. 1912. p. 204 bis 207.*
1721. **Awerinzew, S.,** *Studien über parasitische Protozoen. 1. Die Sporenbildung bei Ceratomyxa drepanopsettae. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 14. 1908. p. 74.*
1722. — *Dasselbe. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 14. 1909. Heft 3.*
1723. — *Dasselbe. V. Einige neue Befunde aus der Entwicklungsgeschichte von Lymphocystis Johnstoni Woodc. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 22. 1911. p. 179—197.*
1724. — *Données nouvelles sur l'histoire du développement de Lymphocystis Johnstoni. (Russisch.) In: Bull. Acad. Supér. des Sc. de St. Pétersbourg. 1910. p. 1327.*
1725. — *Myxobolus magnus nov. sp. In: Zool. Anz. Vol. 42. 1913. p. 75.*
1726. **Brug, S. L.,** *Octosporea monospora (Ch. u. Kr.). In: Arch. f. Protistenk. Vol. 35. 1914. p. 126.*
1727. **Bütschli, O.,** *Beiträge zur Kenntnis der Fischpsorospermien. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 35. 1881.*
1728. **Caullery et Mesnil,** *Recherches sur les Actinomyxidés. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 6. 1905. p. 272.*
1729. **Chatton, E.,** *Sur une Cnidosporidie sans Cnidoblaste (Paramyxa paradoxa, n. g. n. sp.) In: Compt. rend. des séances de l'Acad. Sci. 6. III. 1911.*
1730. — *Microsporidies considérées comme cause d'erreurs dans l'étude du cycle évolutif des trypanosomides chez les insectes. In: Bull. Soc. Path. exot. Vol. 4. 1911. p. 662.*
1731. — et **Krempf,** *Sur le cycle évolutif et la position systématique des Protistes du genre Octosporea Flu, parasites des Muscides. In: Bull. Soc. Zool. France. Vol. 36. 1911. p. 177.*
1732. **Cohn, L.,** *Ueber die Myxosporidien von Esox lucius und Perca fluviatilis. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Vol. 9. 1895. p. 227.*
1733. **Debaisieux, P.,** *Microsporidies parasites des larves de Simulium. Thélohania varians. In: La Cellule. Vol. 30. 1913. p. 47.*
1734. **Doflein, F.,** *Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Ueber Myxosporidien. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Morph. Vol. 11. 1898. p. 281.*
1735. — *Fortschritte auf dem Gebiete der Myxosporidienkunde. In: Zool. Centralbl. Vol. 7. 1899. p. 361.*
1736. **Emery, C.,** *I Missosporidi sono protozoi? In: Monit. Zool. Stat. Anno 20. 1909. No. 8. p. 247.*

1737. **Epstein, E.,** *Beiträge zur Kenntnis von Pleistophora periplanetae. In: Biol. Centralbl. Vol. 31. 1911. p. 676.*
1738. **Fantham, H. B.,** *and* **Porter, Annie,** *Microsporidiosis, a protozoal disease of Bees due to Nosema apis, and popularly known as Isle of Wight disease. In: Ann. trop. Med. Parasit. Liverpool. Vol. 6. 1912. p. 145—161.*
1739. — — *The Isle of Wight disease of Bees (Microsporidiosis). In: Rep. 82d Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. 1913. p. 515.*
1740. **Flu,** *Studien über im Darm der Stubenfliege (Musca domestica) vorkommende protozoäre Gebilde. In: Centralbl. f. Bakt. Parasitenk. Abt. I. Orig. Vol. 57. 1911. p. 522.*
1741. **Georgévitsch, Jivoin,** *Sur le cycle évolutif chez les myxosporidies. In: Compt. rend. Ac. Sci. Paris. Vol. 158. 1914. p. 190.*
1742. **Gurley, R. R.,** *The Myxosporidia or Psorosperms of Fishes. Bull. U. S. Fishery Commission. Report of Commission 1892. p. 65. 1894.*
1743. **Hesse, Edm.,** *Sur le développement de Thélohania Légeri Hesse. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 57. 1904. p. 571.*
1744. — *Sur Myxocystis Mrazeki. Ibid. Vol. 58. 1905. p. 12.*
1745. **Ikeda, Iwaji,** *Studies on some Sporozoan parasites of Sipunculoids. I. The life-history of a new Actinomyxidian, Tetractinomyxon intermedium g. et sp. nov. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 25. 1912. p. 240—272.*
1746. **Joseph, H.,** *Chloromyxum Protei. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 8. 1907. p. 398.*
1747. **Keysselitz, G.,** *Die Entwicklung von Myxobolus Pfeifferi. I und II. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 11. 1908. p. 252. u. 276. (Daselbst Literatur.)*
1748. **Klokačewa, S.,** *Ueber die Myxosporidien der Karausche. In: Zool. Anz. Vol. 44. 1914. p. 182—186.*
1749. **Korotneff,** *siehe oben S. 1040.*
1749a. **Kudo, R.,** *Eine neue Methode, die Sporen von Nosema bombycis mit ihren ausgeschnellten Polfäden dauerhaft zu präparieren und deren Länge genauer zu bestimmen. In: Zool. Anz. Vol. 41. 1913. p. 368.*
1750. **Laveran, A.,** *et* **Mesnil, F.,** *Sur une Myxosporidie des voies biliaires de l'Hippocampe (Sphaeromyxa Sabrazesi). In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 52. 1900. p. 380.*
1751. — *Sur la multiplication endogène des Myxosporidies. Ibid. Vol. 54. 1902. p. 469.*
1752. **Lebzetter, V.,** *Ueber Protozoen aus der Gallenblase von Thymallus thymallus L. In: Zool. Anz. Vol. 40. 1912. p. 295.*
1753. **Léger, L.,** *Sur les Actinomyxidées. In: Assoc. Franç. pour l'Avancement des Sci. Compt. rend. 32. Sess. 1903. p. 228.*
1754. — *Sur une nouvelle maladie myxosporidienne de la Truite indigène. In: Compt. rend. Ac. Sci. Vol. 140. 1906.*
1755. — *Myxosporidies nouvelles, parasites de poissons. In: Ann. Univ. Grenoble. Vol. 18. 1906.*
1756. — *et* **Duboscq,** *Protistes parasites de l'intestin d'une larve de Ptyeloptera et leur action sur l'hôte. In: Bull. de l'Acad. roy. de Belgique (Cl. des Sc.). 1909. p. 985.*
1757. — — *Sur une Microsporidie parasite d'une Grégarine. In: C. R. des Séances de l'Acad. des Sc. Paris. 18. III. 1909.*
1758. — — *Perezia Lankesteriae, n. g. n. sp., microsporidie parasite de Lankesteria ascidiae (Ray Lank.). In: Arch. Zool. expér. gén. (5) Vol. 1. 1909. p. LXXXIX.*
1759. — *et* **Hesse,** *Sur la structure de la paroi sporale des Myxosporidies. In: Compt. rend. Acad. Sci. Paris. Vol. 140. 1906.*
1760. — — *Cnidosporidies des larves d'ephémères. In: Compt. rend. Acad. Sci. Vol. 150. 1910. No. 7. p. 411.*
1761. **Linton, E.,** *Notes on the flesh parasites of marine food fishes (Sporozoa, Vermes). Washington (Bull. Bur. Fish.). 1910. 4°. 15 p.*
1762. **Lo Giudice, P.,** *Studi sui Cnidosporidi. Pavia, Mattoni, Speroni e Co. Editori, 1912.*
1763. **Lühe, Max,** *Cystodiscus immersus Lutz. Verh. d. Deutschen Zool. Ges. 9. Vers. 1899. p. 291.*
1764. **Lutz** *und* **Splendore,** *Ueber Pebrine und verwandte Mikrosporidien. In: Centralbl. f. Bakt. etc. Orig. Vol. 46. 1908. p. 311.*
1765. **Mercier,** *Phénomènes de sexualité chez Myxobolus Pfeifferi. In: Compt. rend. Soc. Biol. 1906.*
1766. — *Contribution à l'étude du développement des spores chez M. Pfeifferi. Ibid. 1906.*
1767. — *Néoplasie au tissu adipeux chez les Blattes parasitées par une Microsporidie. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 11. 1908. p. 372.*
1768. — *Contribution à l'étude de la sexualité chez les Myxosporidies et les Microsporidies. In: Mém. de l'Ac. roy. de Belgique. 2. Sér. Vol. 2. 1909. p. 1.*

1769. **Moroff, Th.**, *Ueber die Gelbsucht der Bachforelle. In: Oesterr. Fisch.-Zeitg. Jahrg. 3. 1906. p. 285.*
1770. **Mrazek, A.**, *Ueber eine neue Sporozoenform aus Limnodrilus [Myxocystis ciliata]. In: Sitzungsber. d. böhm. Gesellsch. Vol. 8. 1897.*
1771. — *Sporozoenstudien. II. Glugea lophii Doflein. Ebenda. Vol. 10. 1899.*
1772. — *Sporozoenstudien. Zur Auffassung der Myxocystiden. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 18. 1910. H. 3. p. 245—259.*
1773. **Nemaczek, A.**, *Beiträge zur Kenntnis der Myxo- und Mikrosporidien der Fische. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 22. 1911. H. 2. p. 143.*
1774. **Ohmori, J.**, *Zur Kenntnis des Pebrine-Erregers Nosema bombycis Nägeli. In: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamte. Vol. 40. 1912. p. 108.*
1775. **Pérez, Ch.**, *Sur Duboscqia Legeri, Microsporidie nouvelle parasite du Termes lucifugus, et sur la classification des Microsporidies. In: Compt. rend. de la Soc. de Biol. Vol. 65. 1908. p. 631.*
1776. — *Sur une Microsporidie nouvelle parasite du Termite lucifuge. In: Proc.-verb. Soc. Sc. phys. nat. Bordeaux. Ann. 1908/09. p. 17.*
1777. **Perrin, W. S.**, *Observations on the life-history and structure of Pleistophora periplanetae. In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 49. 1906. p. 615.*
1778. **Plehn, M.**, *Ueber die Drehkrankheit der Salmoniden. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 5. 1904. p. 145.*
1779. — *Ueber Geschwülste bei niederen Wirbeltieren. Deuxième Conférence internationale pour l'étude du cancer. Paris. 1—5 Octobre 1910. p. 221.*
1780. **Schiwago, P.**, *Ueber Vermehrung bei Pleistophora periplanetae Lutz u. Splendore. In: Zool. Anz. Vol. 34. 1909. p. 647.*
1781. **Schröder, O.**, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien: Sphaeromyxa Sabrazesi. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 9. 1907. p. 359.*
1782. — *Eine neue Myxosporidienart aus den Kiemen von Acerina cernua. Ebenda. Vol. 7. 1906. p. 186.*
1783. — *Thélohania chaetogastris, eine neue in Chaetogaster diaphanus Gruith schmarotzende Mikrosporidienart. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 14. 1909. p. 119.*
1784. — *Ueber die Anlage der Sporocyste (Pansporoblast) bei Sphaeromyxa Sabrazesi L. u. M. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 19. 1910. H. 1.*
1785. — *Beiträge zur Kenntnis einiger Mikrosporidien. In: Zool. Anz. Vol. 43. 1914. p. 320—327.*
1786. — *Cnidosporidien. In: Handbuch der pathogenen Protozoen. Vol. 1. 3. Lief. p. 324.*
1787. **Schuberg,** *Ueber Mikrosporidien aus dem Hoden der Barbe und durch sie verursachte Hypertrophie der Kerne. In: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt. Vol. 33. 1910. H. 5. p. 401.*
1788. — *und* **Schröder, O.**, *Myxosporidien aus dem Nervensystem und der Haut der Bachforelle. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 6. 1905.*
1789. **Stempell, W.**, *Ueber Thélohania Mülleri L. Pfeiffer. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Vol. 16. 1902. p. 235.*
1790. — *Ueber Nosema anomalum. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 4. 1904. p. 1.*
1791. — *Zur Entwicklung von Plistophora Mülleri, L. Pfr. Vorl. Mitt. In: Zool. Anz. Vol. 24. 1910. No. 639.*
1792. — *Ueber Nosema bombycis Näg., nebst Bemerkungen über Mikrophotographie mit gewöhnlichem und ultraviolettem Licht. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 16. 1909. H. 3. p. 282.*
1793. — *Zur Morphologie der Mikrosporidien. In: Zool. Anz. Vol. 35. 1910. No. 26. p. 801.*
1794. **Stole, A.**, *Actinomyxidia, nová skupina Mesozoon, pribuzna Myxosporidium. In: Rozp. leske Ak. Cis. Frant. Jos. II. Vol. 8. 1899.*
1795. **Thélohan, P.**, *Recherches sur les Myxosporidies. In: Bull. sci. Francc Belg. Vol. 26. 1896. p. 100.*
1796. **Verson, E.**, *Per la storia dei corpuscoli oscillanti (Nosema bombycis). Appunti. In: R. Ist. Veneto di Scienze. Vol. 72. 1912/13. p. 543.*
1797. **Weissenberg, K.**, *Beiträge zur Kenntnis von Glugea lophii Doflein. I. Ueber den Sitz und die Verbreitung der Mikrosporidiencysten am Nervensystem von Lophius piscator. u. budegassa. In: Sitzungsber. Ges. nat. Fr. Berlin. 1909. p. 559.*
1798. **Weissenberg, R.**, *Beiträge zur Kenntnis des Zeugungskreises der Mikrosporidien Glugea anomala Moniez u. hertwigi Weissenberg. In: Arch. mikr. Anat. Abt. 2. Vol. 82. 1913. p. 81.*
1799. — *Ueber Bau und Entwicklung der Mikrosporidie Glugea anomala Monz. In: Commun. 9me Congrès intern. Zool. Monaco. Sér. 2. 1913/14. p. 19—20.*

1800. **Woodcock, H. M.,** *On Myxosporidia in flat fish. In: Rep. Lancashire Sea Fish Sci. Invest. 1903 und Trans. Biol. Soc. Liverpool. Vol. 18. 1904. p. 46.*
1801. **Zander-Erlangen, E.,** *Tierische Parasiten als Krankheitserreger bei der Biene. In: Münchener Bienenzeitg. 1909. H. 9.*
1802. — *Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen. II. Krankheiten und Schädlinge der erwachsenen Bienen. Stuttgart, E. Ulmer.*

### 9. Schriften über Sarcosporidien.

1803. **Alexeieff, A.,** *Sur la morphologie de la Sarcosporidie du mouton. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 71. 1911.*
1804. — *Recherches sur les Sarcosporidies. I. Étude morphologique. In: Arch. Zool. expér. Vol. 51. 1913. p. 521.*
1805. **Bertram,** *Beiträge zur Kenntnis der Sarcosporidien. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Vol. 5.*
1806. **v. Betegh, L.,** *Beiträge zum Entwicklungsgange der Sarcosporidien. In: Centralbl. f. Bakt. etc. Abt. I. Orig. Vol. 52. 1909. p. 566—573.*
1807. — *und* **Dorcich, P.,** *Studien über Sarcosporidien. In: Centralbl. f. Bakt. etc. Abt. I. Orig. Vol. 63. 1912. p. 587—590.*
1808. **Crawley, H.,** *The evolution of Sarcocystis muris in the intestinal cells of the mouse. In: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia. Vol. 66. 1914. p. 432—436.*
1808a. — *Two new Sarcosporidia. In: Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 1914. p. 214.*
1809. **Darling, S. P.,** *Experimental Sarcosporidiosis in the Guinea pig and its relation to a case of Sarcosporidiosis in man. In: The Journ. of exper. Med. Vol. 12. 1910. No. 1.*
1810. — *Sarcosporidiosis with report of a case in man. In: The Arch. of Intern. Med. April 1909.*
1811. **Erdmann, Rh.,** *Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Hammelsarcosporids in der Maus. In: Centralbl. f. Bakteriol. etc. Abt. I. Orig. Vol. 53. 1910. p. 510.*
1812. — *Die Entwicklung der Sarcocystis muris in der Muskulatur. Sonderabdr. aus den Sitz.-Ber. d. Ges. Naturf. Freunde. 1910. No. 8.*
1813. — *Kern und metachromatische Körper bei Sarcosporidien. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 20. 1910. p. 240—250.*
1814. — *Zu einigen strittigen Punkten der Sarcosporidienforschung, In: Arch. Zool. expér. et gén. Vol. 53. 1914. p. 579.*
1815. — *The schizogony in the life-cycle of Sarcocystis muris. In: Proc. Soc. exper. Biol. Med. Vol. 11. 1914. p. 152—153.*
1816. **Kasparek, T.,** *Beiträge zu den Infektionsversuchen mit Sarcosporidien. In: Centralbl. f. Bakt. etc. Abt. I. Vol. 18. p. 327.*
1817. **Koch, M.,** *Ueber Sarcosporidia. In: Verh. V. internat. Kongr. f. Zool. Berlin 1901. 1902. p. 674.*
1818. **Laveran, A.,** *et* **Mesnil, F.,** *Sur la morphologie des Sarcosporidies. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 51. 1899. p. 245.*
1819. — *De la Sarcocystine, toxine des Sarcosporidies. Ibid. 1899. p. 311.*
1819a. **Mc Gowan,** *Investigation into the Disease of sheep called „Serapie". Edinburgh, W. Blackwood and Sons, 1914.*
1820. **Mesnil, F., Chatton, E.,** *et* **Pérard, Ch.,** *Recherches sur la toxicité d'extraits de Sarcosporidies et d'autres Sporozoaires. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 75. 1913. p. 175.*
1821. **Nègre, L.,** *Sur le stade intestinal de la sarcosporidie de la souris. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 68. 1910. p. 997—998.*
1822. — *Sarcosporidiose expérimentale. In: Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Vol. 63. 1907. p. 374—375.*
1823. **Negri, A.,** *Beobachtungen über Sarcosporidien. I und II. In: Centralbl. f. Bakt. etc. Orig. Vol. 47. 1908. p. 56, 612; II. Mitt. Vol. 47. Heft 5. p. 612—622; III. Mitt. Vol. 55. 1910. p. 373—382.*
1824. **Probst,** *Ueber Sarcosporidienbefunde im Blut. In: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Vol. 14. 1910. No. 7. p. 558—559.*
1825. **St. Rátz, v.,** *Die Sarcosporidienbefunde und ihre in Ungarn vorkommenden Arten. Budapest. Allattani Közlemények. 1909. p. 37.*
1826. **Sabrazès, J.,** *et* **Muratel, L.,** *Présence de kystes à sarcosporidies, dans le tissu musculaire, au voisinage immédiat d'une tumeur fibro-sarcomateuse chez un cheval. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 67. 1909. p. 395.*
1827. **Smith, F. T.,** *The production of Sarcosporidiosis in the Mouse by feeding infected muscular tissue. In: Journ. of experim. Medicine. Vol. 6. 1901. p. 1. Taf. 1—4.*

1828. **Splendore, A.,** *Sopra Sarcosporidi di Uccelli Brasiliani. In: Rev. de Soc. scientif. do Sao Paulo. Vol. 2. 1908. No. 1/8.*
1829. **Teichmann, E.,** *Ueber die Teilungen der Keime in der Cyste von Sarcocystis tenella. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 22. 1911. Heft 3. p. 239—248.*
1830. — *Ueber das Gift der Sarcosporidien. Experimentelle Untersuchungen am Kaninchen. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 20. 1910. p. 97.*
1831. — *Sarcosporidia. In: Handb. der pathogenen Protozoen. von S. v. Prowazek. Vol. 1. 1912.*
1832. **Watson, E. A.,** *Sarcosporidiosis. In: Journ. of comp. Pathol. and Therap. Vol. 22. 1909. No. 1. p. 1.*
1833. **Weber, A.,** *Altérations des fibres musculaires striées sous l'influence des Sarcosporidies. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 66. 1909. p. 567.*
1834. — *Sur la morphologie de la Sarcosporidie du Gecko (Sarcocystis platydactyli Bertram). In Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 66. 1909. p. 1061.*
1835. **Zschokke, E.,** *Ein Rhinosporidium beim Pferd. In: Schweiz. Arch. Tierheilkde. Vol. 55. 1913. p. 641—650.*

Die sonstige wichtige Literatur ist im Text bei den einzelnen Arten aufgeführt.

### 10. Schriften über Haplosporidien.

1836. **Bertram,** *vgl. No. 1805 oben.*
1837. **Caullery et Mesnil,** *Recherches sur les Haplosporidies. In: Arch. Zool. expér. Vol. 4 (IV). 1905. p. 101. (Daselbst die gesamte ältere Literatur.)*
1838. **Crawley, H.,** *Coelosporidium blattellae. In: Proc. Acad. Philadelphia. Vol. 57. 1905.*
1839. **Fantham, H. B.,** *The classification of the Haplosporidia. In: Rep. Brit. Assoc. Leicester 1907.*
1840. — *and* **Ridewood,** *Neurosporidium cephalodisci. In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 51. 1907. p. 81.*
1841. **Gilruth, J. A.** *and* **Bull, L. E.,** *Enteritis associated with infection of the intestinal wall by cyste-forming Protozoa (Neosporidia), occurring in certain native animals (Wallaby, Kanguroo and Wombat). In: Proc. Roy. Soc. Victoria. Vol. 24. N. S. 1912.*
1842. **Granata, L.,** *Ciclo di sviluppo di Haplosporidium limnodrili n. sp. In: Rend. Accad. Lincei. Vol. 22. Sem. 2. 1913/14. p. 734—737.*
1843. **Konsuloff, St.,** *Untersuchungen über die Rotatorienparasiten Bertramia asperospora Fritsch. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 27. 1912. p. 48.*
1844. — *Ueber den Rotatorienparasiten Bertramia euchlanis n. sp. Ibid. Vol. 33. 1914. p. 45.*
1845. **Minchin** *and* **Fantham,** *Rhinosporidium Kinealyi. In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 49. 1905. p. 521.*
1846. **Plehn, M.,** *und* **Mulsow, K.,** *Der Erreger der „Taumelkrankheit" der Salmoniden. In: Centralbl. f. Bakt. etc. Abt. I. Orig. Vol. 59. 1911. Heft 1. p. 63.*
1847. **Robertson, M.,** *Notes upon a Haplosporidiacea belonging to the genus Ichthyosporidium. In: Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh. Vol. 17. 1907. p. 175.*
1848. — *Notes on a Ichthyosporidian causing a fatal disease in sea trout. In: Proc. Zool. Soc. 1909. p. 899.*
1849. **Stempell, W.,** *Beiträge zur Kenntnis der Gattung Polycaryum. In; Arch. f. Protistenk. Vol. 2. 1903. p. 349. (Daselbst frühere Literatur.)*
1850. **Swarczewsky, B.,** *Ueber den Lebenscyklus einiger Haplosporidien. In: Arch f. Protistenk. Vol. 33. 1914. p. 49.*

## II. Unterstamm.

# Ciliophora Doflein.

Von allen bisher behandelten Protozoen unterscheiden sich die Angehörigen des zweiten Unterstammes, die Ciliophoren oder Infusorien, durch die Bewegungsorganellen: wo Bewegung bei ihnen stattfindet, wird sie durch zahlreiche kleine härchenartige Fortsätze des Protoplasmas, die Cilien oder Wimpern, vermittelt, welche alle oder doch in größeren Gruppen gleichzeitig und gleichsinnig schwingen und so das Tier vorwärtsrudern (vgl. S. 40).

Aber noch durch einige weitere Eigentümlichkeiten erweisen sich die in Form und Lebensweise sehr mannigfaltigen Ciliophoren als zusammengehörig. Zunächst durch die Beschaffenheit ihrer Kerne. Die typischen Formen besitzen zwei Kerne: einen Hauptkern oder Makronucleus von gewöhnlich bedeutenderer Größe und sehr dichter Struktur und einen Nebenkern oder Mikronucleus von sehr geringem Durchmesser und bläschenförmigem Bau. Der Hauptkern färbt sich mit den üblichen Farbstoffen sehr stark, während dies bei dem Nebenkern in viel geringerem Maße der Fall ist.

Beide Kerne unterscheiden sich auch in ihrer physiologischen Bedeutung: während der Hauptkern alle gewöhnlichen Lebensverrichtungen, wie Bewegung, Ernährung, Atmung usw., leitet, spielt der Nebenkern seine Rolle hauptsächlich bei den Fortpflanzungsvorgängen. Da er bei den geschlechtlichen Vorgängen gegenüber dem Hauptkern in auffallender Weise in den Vordergrund tritt, hat man ihn sogar direkt den Geschlechtskern genannt.

Die Ciliophoren vermehren sich durch Zweiteilung oder Knospung. Dabei teilt sich stets zuerst der Nebenkern (oder die Nebenkerne) unter Spindelbildung, also auf indirekte Weise; der Hauptkern folgt meist erst nach, wenn die Nebenkernteilung annähernd oder ganz vollendet ist. Die Teilung des Hauptkerns ist meist eine direkte, er streckt sich in die Länge und zerfällt nach biskuitförmiger Einschnürung (Fig. 1148 *k*). Ganz gleichartig verläuft der Vorgang bei der multiplen Knospung der Suctorien.

Nicht bei allen Formen stellt der Makronucleus eine einheitliche Masse dar; wir haben schon im Allgemeinen Teil verzweigte, bandförmige und rosenkranzförmige Kerne beschrieben und geschildert, wie solche sich bei der Teilung verhalten (vgl. S. 19 u. 160). Manche Arten besitzen Hauptkerne, welche während des vegetativen Lebens voll-

ständig in kleine Partikel aufgeteilt sind, die im ganzen Protoplasma zerstreut liegen. Nicht immer findet bei solchen Formen eine Konzentrierung der Kernmasse vor der Teilung statt, wie das für Urostyla grandis angegeben wird, sondern bei Formen, wie Dileptus ziehen sich die einzelnen Partikel strangartig in die Länge und werden auf diese Weise auf die beiden Tochtertiere verteilt (Fig. 1149).

Es gibt Ciliophoren mit mehreren Hauptkernen und mit mehreren Nebenkernen. Bei der Teilung verhalten sich solche Formen wie ein einheitliches Individuum (vgl. Fig. 1148 Paramaecium aurelia mit 2 Nebenkernen). Zu jedem Hauptkern resp. Hauptkernteil können ein oder mehrere Nebenkerne gehören.

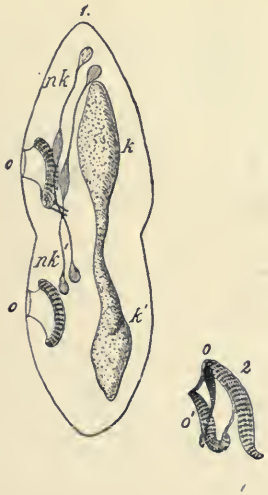



Fig. 1148.

Fig. 1149 A und B.

Fig. 1148. Paramaecium aurelia. 1 in Teilung. 2 Abschnürung des Cytostoms des hinteren Tieres von dem des ursprünglichen Tieres (auf einem früheren Stadium, als die Hauptfigur es darstellt). *k* Hauptkern, *nk* Nebenkern, *o* Mundöffnung des vorderen Teilstückes. *k'* Hauptkern, *nk'* Nebenkern, *o'* Mundöffnung des hinteren Teilstückes. (Nach R. Hertwig.)

Fig. 1149 A und B. Dileptus gigas. A Gewöhnliches Individuum. B Solches bei der Vorbereitung der Teilung. (Orig. nach Präparaten von R. Hertwig.)

Die Befruchtung, welche nach Perioden ungeschlechtlicher Fortpflanzung eintritt, erfolgt als isogame oder anisogame Konjugation, wie das im Allgemeinen Teil (S. 202 ff.) geschildert worden ist. Neuere Untersuchungen deuten darauf hin, daß bei manchen Formen sich die Konjugationsvorgänge erheblich von dem dort geschilderten Schema entfernen. So kommen mancherlei Uebergänge von der typischen Isogamie zur typischen Anisogamie vor. Auch ist für eine Form neuerdings sogar Austausch von Makronucleusbestandteilen bei der Konjugation angegeben.

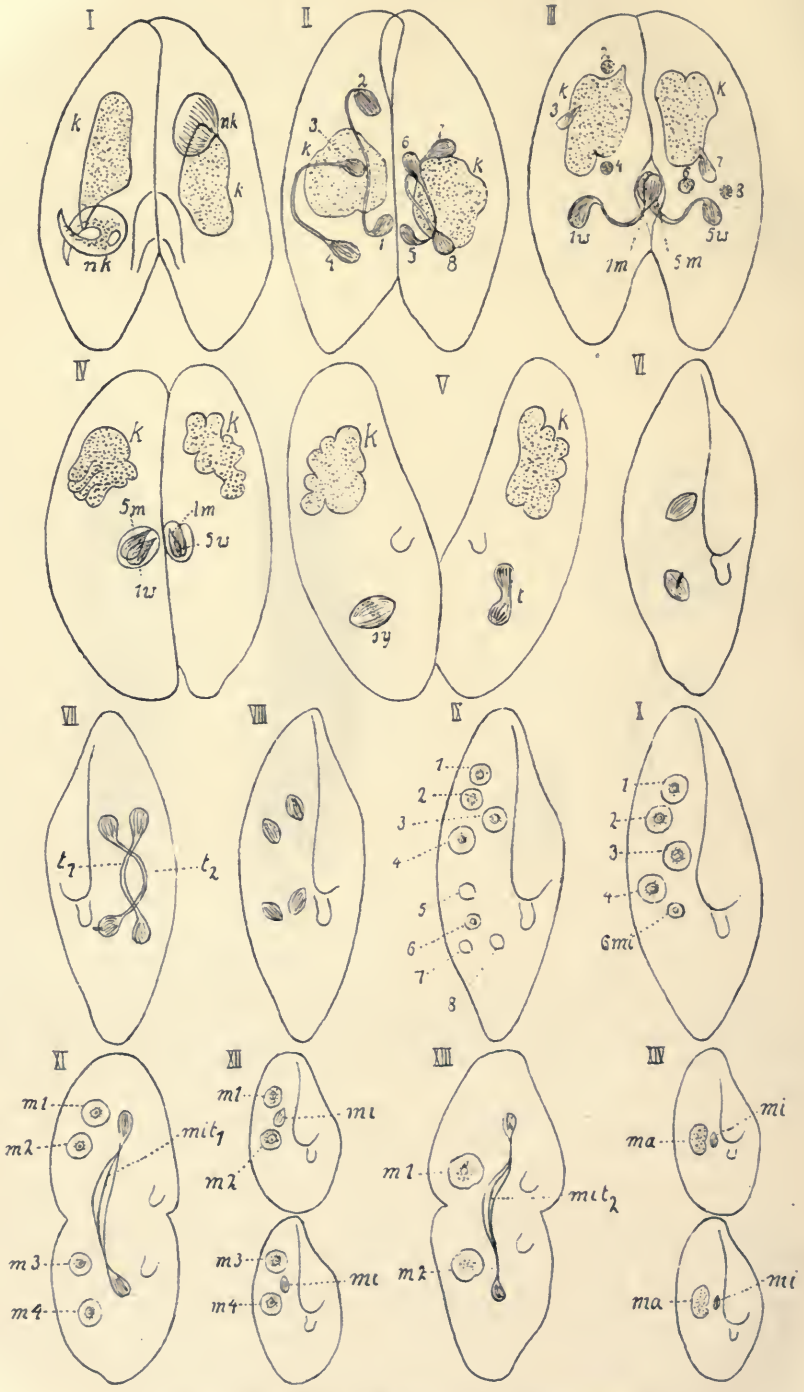



Fig. 1150 I—XIV. (Erklärung s. nebenstehend.)

Zur Klärung unserer Vorstellungen vom Bau und den Fortpflanzungsverhältnissen der Protozoen ist eine vertieftes Studium der Ciliophoren sehr notwendig. Das Studium der vom Typus abweichenden Formen verspricht sehr wichtige Aufschlüsse.

Wir teilen die Ciliophoren auf Grund der Bewimperungsverhältnisse in folgende Klassen:

1. Während des ganzen Lebens mit Cilien versehen; Nahrungsaufnahme durch Cytostom oder durch Osmose . I. Klasse: **Ciliata.**
2. Nur die Jugendstadien (Schwärmer) mit Cilien versehen; Nahrungsaufnahme durch Saugröhrchen . . . . . II. Klasse: **Suctoria.**

## I. Klasse.

## Ciliata Bütschli.

Die Ciliaten oder Wimper-Infusorien, Protozoen mit konstanter Eigenform, besitzen meist einen so komplizierten Bau, daß man langer Zeit bedurfte, um sich von ihrer Einzelligkeit zu überzeugen. Ekto- und Entoplasma sind meist deutlich geschieden; den Körper überzieht eine vielfach sehr deutliche Pellicula. Für die verschiedensten Verrichtungen sind bei ihnen Organellen von hoher Vollkommenheit ausgebildet. Dies gilt besonders für die Bewegungsorgane und die Cytostome. Nicht nur sind die seltsamsten Umbildungen und Anordnungen von Cilien zum Schwimmen, Rudern, Kriechen und Hüpfen vorhanden, sondern es sind sogar den Muskelfibrillen vergleichbare Differenzierungen im Plasma mancher Arten zu finden. Der Bau der Cilien, Cirren, Membranellen, Membranulen, undulierenden Membranen und Tastborsten ist im Allgemeinen Teil ausführlich geschildert worden. Das Erfassen und Schlucken der Nahrung wird durch hochentwickelte Bildungen, besonders spiralige Anordnung starker Wimpern, mit dem Mund (Cytostom) als Mittelpunkt des Systems, und durch sogenannte Reusenapparate am Schlund erleichtert. — Dem Cytostom entspricht vielfach eine Cytopyge, eine Afterstelle, welche zur Entleerung der Fäkalien dient. — Eine ganze Anzahl von Formen ist sessil; aber gerade diese sind in besonders hohem Grade kontraktil und besitzen die ansehnlichsten Strudelapparate. Sehr charakteristisch für viele Ciliaten ist der Besitz von kontraktilen Vakuolen, welche durch Zahl, Form und Anordnung der zuführenden Kanäle, durch Entleerungseinrichtungen etc. bei den verschiedenen Arten spezifische Merkmale darstellen.

Fig. 1150 I—XIV. Konjugation bei Paramaecium caudatum. I—IV Eigentliche Konjugation. V—XIV Rekonstruktionsvorgänge. I Beginn der Mikronucleusteilung. II In jedem Konjuganten zwei Mikronucleusspindeln. III Reduktionskerne (*2—4* und *6—8*), Wanderkerne (*1 m* und *5 m*) und stationäre Kerne (*1 w* und *5 w*). IV Bildung des Synkaryons in beiden Partnern. V Synkaryon (*sy*) und erste Teilungsspindel (*t*) in den Konjuganten. VI u. VII Stadium der zwei Teilungsspindeln. VIII Vier Teilungsspindeln. IX Beginn der Neubildung des Makronucleus; *1—4* vier neue Hauptkernanlagen, *5* neuer Nebenkern, *6—8* drei zugrunde gehende Nebenkerne. X Stadium mit einem Nebenkern und vier Hauptkernanlagen. XI u. XII Verteilung von je zwei Hauptkernen auf zwei Tochtertiere. XIII u. XIV Verteilung je eines Hauptkerns auf zwei Tochtertiere. *k* Hauptkern, *m* Anlage eines solchen, *ma* Neubildung eines solchen, *nk* oder *mi* Nebenkern, *t* Spindel, *w* stationärer, *m* Wanderkern. In Fig. VI—XIV sind die Zerfallsprodukte des alten Makronucleus weggelassen, um das Bild klarer zu machen. (I—III nach R. Hertwig, IV—XIV im Anschluß an Maupas nach Weismann.)

Die Vermehrung geht durch Querteilung oder durch Knospung vor sich. Die Querteilung ist stets eine Zweiteilung. Sie vollzieht sich in der Regel im freibeweglichen Zustand. Aber in manchen Fällen — und dies ist für parasitische Formen von besonderer Wichtigkeit — geht die Vermehrung in einer schützenden Hülle, einer Cyste, vor sich. Dann finden gewöhnlich rasch hintereinander mehrere, in manchen Fällen sogar sehr zahlreiche Teilungen statt. Doch haben die geschlechtlichen Vorgänge keine besondere Form der Vermehrung, nicht einmal eine besonders intensive Vermehrung zur Folge.

Bei den Ciliaten hat die Fähigkeit, durch Bildung von Schutzcysten, sogenannten Dauercysten, der Gefahr des Austrocknens zu entgehen, eine große Verbreitung. Die Tiere pflegen bei Einwirkung von ungünstigen Einflüssen sich abzurunden und unter rotierenden Bewegungen eine dauerhafte Membran abzuscheiden. In dieser können sie selbst einige Jahre lang ausgetrocknet sich lebend erhalten. Wenn sie wieder in Wasser kommen, platzt die Hülle, und die Tiere erwachen so zu neuem Leben. Diese Eigenschaft macht die Ciliaten auch für den Parasitismus sehr tauglich. Wir finden denn auch in allen Abteilungen der Ciliaten Parasiten. Aber ihre Vermehrungsverhältnisse und ihre Ernährungsweise macht sie nicht besonders geeignet zum Parasitieren in den Geweben; auch als echte Krankheitserreger kommen sie daher selten zur Wirkung.

Wir finden sie vor allem als Ekto- und Entokommensalen. Aber auch als solche können sie durch massenhaftes Auftreten ihren Wirt sehr belästigen und ihm selbst Schaden zufügen, indem sie z. B. bei Fischen die Kiemen vollständig bedecken. In anderen Fällen können wir selbst bei ganz ungeheuer massenhaftem Vorkommen nicht die geringste Schädigung des Wirts feststellen, z. B. bei den Ciliaten des Wiederkäuermagens.

Weit verbreitet sind bei den Ciliaten Stielbildungen, sowie gallertige pseudochitinige und durch Fremdkörper verstärkte Gehäuse (vgl. S. 56). Sehr häufig ist Koloniebildung, besonders unter den Peritrichen.

Gar nicht selten sind unter den Ciliaten Formen mit symbiotischen Zoochlorellen (vgl. S. 84). Sehr viele Ciliaten sind Bakterienfresser (Glaucoma, Colpoda, Paramaecium-Arten), andere sind Algenfresser (Nassula), andere Infusorien- und Kleintierfresser (Stentor, Didinium, Bursaria) etc.

Sowohl im Meer als auch im süßen Wasser sind die Ciliaten in großer Artenzahl verbreitet.

Wir teilen die Ciliaten auf Grund ihrer Bewimperungsverhältnisse in fünf Ordnungen ein, welche in zwei großen Gruppen angeordnet werden können, den Unterklassen der Aspirigera und der Spirigera.

Bütschli hat ferner als wichtiges Einteilungsprinzip die Bauverhältnisse des Mundes herangezogen. Ein Teil der Holotrichen hat eine Mundöffnung, welche gewöhnlich geschlossen ist und nur zur Nahrungsaufnahme geöffnet wird. Bei diesen Formen kommen in der Mundregion weder undulierende Membranen noch Schlundbewimperung vor. Die Nahrung wird hinabgeschlungen: „Packer“ oder „Schlinger“, Gymnostomata Bütschli (vgl. S. 94 u. 311).

Bei den übrigen Holotrichen und sämtlichen anderen Infusorien ist der Mund gewöhnlich geöffnet, seine Ränder und der Schlund

können mit undulierenden Membranen oder Cilien versehen sein. Die Nahrung wird eingestrudelt: „Strudler", Trichostomata Bütschli (vgl. S. 94 u. 311):

1. Mit einer meist deutlich spiraligen Zone von größeren Cilien oder Membranellen, welche zum Munde führt (Spirigera) . 2
   Ohne eine solche Spiralzone (Aspirigera). Bewimperung sehr verschieden, teils gleichmäßig, teils nur auf eine Seite, die Kriechfläche, begrenzt. Zum Teil ist die Bewimperung nur auf einen oder mehrere, den Körper ringförmig umziehende Kränze beschränkt:
   I. Ordnung: **Holotricha** Stein.
2. Adorale Spirale rechts gewunden . . . . . 3
   Adorale Spirale links gewunden. Körper gleichmäßig fein bewimpert . . . . . II. Ordnung: **Heterotricha** Stein.
   Oberfläche des Körpers unbewimpert, oder nur einzelne Reihen oder Gruppen von Wimpern vorhanden. Adorale Spirale meist fast kreisförmig geschlossen, das an das Vorderende des Körpers gerückte, fast senkrecht zur Längsachse gestellte Peristomfeld umziehend:
   III. Ordnung: **Oligotricha** Bütschli.
   Meist dorsoventral abgeplattete Tiere, wobei die adorale Spirale meist auf die Bauchseite zu liegen kommt; nur letztere trägt Bewegungsorganellen, die selten als gleichmäßige Wimperbekleidung, meist als Griffel oder Borsten auftreten und charakteristisch in Reihen oder Gruppen angeordnet sind. Die Rückenseite trägt nur sehr feine unbewegliche Tastborsten . . . . IV. Ordnung: **Hypotricha** Stein.
3. Außer der adoralen Spirale ist der Körper nackt oder zeitweilig (selten dauernd) mit einem Wimperring am Hinterende versehen. Meist auf (zum Teil kontraktilen) Stielen sitzend, einzeln oder Kolonien bildend; zum Teil mit Gehäusen:
   V. Ordnung: **Peritricha** Stein.

In Uebereinstimmung mit unseren früheren Erfahrungen bei den anderen Klassen der Protozoen werden wir sehen, daß die primitiveren Ordnungen zahlreiche Parasiten enthalten, daß dagegen, je höher die Organisation einer Gruppe gestiegen ist, um so weniger sich Parasiten mit ihren Merkmalen nachweisen lassen; d. h. also, entweder nehmen keine ihrer Angehörigen die parasitische Lebensweise an, oder — wenn es geschehen sollte — so verschwinden die höheren Differenzierungen infolge des Parasitismus und machen anderen Platz, welche das Tier von seinen freilebenden Verwandten noch weiter entfernen.

So finden wir unter den Holotrichen und Heterotrichen die meisten Parasiten, weniger unter den Oligotrichen, fast gar keine mehr bei Hypotrichen und Peritrichen; und die wenigen, die sich in den beiden letzten Abteilungen finden, sind auch nur Ektoparasiten.

Wir betrachten von der großen Menge von Ciliatenformen nur eine kleine Zahl, welche uns einen Ueberblick über die Fülle interessanter Formen geben soll. Dabei wird außer oft genannten und für die allgemeine Naturgeschichte der Protozoen wichtigen Formen besonderes Gewicht auf die Parasiten gelegt. Diese treten dadurch fast zu sehr

in den Vordergrund, während sie in der Natur gegenüber der Formenfülle der freilebenden Arten zurücktreten.

Wir konnten uns um so eher bei der Darstellung der Ciliaten kurz fassen, als in Bütschlis unübertroffenem Protozoenwerk die ausführliche Darstellung der Ciliaten in allen wesentlichen Punkten, obwohl das Werk schon 1888 vollendet war, noch nicht überholt ist.

## I. Unterklasse.

## **Aspirigera** Blochmann.

### I. Ordnung.

### **Holotricha** Stein.

Die holotrichen Infusorien stellen durch die Art ihrer Bewimperung den einfachsten Typus dar. Viele Gattungen sind durch ein gleichmäßiges Wimperkleid ausgezeichnet, dessen Wimpern alle untereinander gleich sind und alle Seiten des Körpers bedecken. Das gilt besonders für die freischwimmenden Formen, welche dieser Lebensweise entsprechend einen kreisrunden Querschnitt besitzen. Bei solchen Formen können die Wimpern auch in Streifen oder Zonen angeordnet sein, welche den Körper ringförmig umziehen und aus lauter gleichartigen Elementen bestehen. Solche Wimperringe kommen in der Ein- oder Mehrzahl vor; die von ihnen nicht bedeckte Körperoberfläche ist nackt (vgl. Didinium nasutum Fig. 1156 C). Bei an Unterlagen kriechenden Formen ist der Körper meist abgeflacht, und die Hauptmasse der Wimpern ist dann an der Bauchseite angebracht, während der Rücken nackt ist oder lokalisierte Wimpergruppen trägt (vgl. Chilodon Fig. 77, S. 64). Bei manchen Formen ist immerhin eine gewisse Differenzierung im Wimperkleid erkennbar, indem die Cilien in der Nähe des Mundes größer sind und charakteristische, allerdings niemals spiralige, Anordnung zeigen; auch kommen undulierende Membranen vor.

Während die typischen Holotrichen im allgemeinen durch den Besitz eines massigen Makronucleus und eines bläschenförmigen Mikronucleus ausgezeichnet sind, finden wir bei manchen holotrich bewimperten Protozoen erheblich abweichende Kernverhältnisse. Wir reihen einige solche Formen am Anfang der Holotrichen ein, indem wir von der Idee ausgehen, daß möglicherweise solche Formen einen Uebergang von Plasmodromen zu Ciliophoren vermitteln können. Bütschli u. a. haben darauf hingewiesen, daß man die Ciliaten am ungezwungensten von Flagellaten ableiten kann, welche mit über den ganzen Körper verteilten gleich langen und gleichmäßig arbeitenden Geißeln versehen sind. Eine solche Form ist z. B. Multicilia. Da nun die in ihren Kernverhältnissen abweichenden Ciliaten zum Teil eine Entwicklung haben, welche an diejenige der Plasmodromen erinnert (Opalina), zum Teil erst während der Vorbereitungen zu einer echten Konjugation die für die Ciliophoren typischen Kernverhältnisse entwickeln etc., so liegt die Vermutung nahe, daß sie zu den primitivsten Ciliophoren gehören oder doch deren Bauverhältnisse repräsentieren.

Abgesehen von diesen primitiven Formen kann man die Holotrichen in 9 Familien einteilen.

### A. Primitive Formen.

Es sind besonders Formen ohne den charakteristischen Dimorphismus der Kerne, welche wir für primitive Ciliaten zu halten geneigt sind. Manche davon, so z. B. Opalina und das von Lebedew untersuchte marine Infusor Trachelocerca, zeigen noch dazu eine Art von Generationswechsel, welcher den Zeugungskreis demjenigen von Plasmodromen einigermaßen ähnlich macht. Meist treten aber in den Konjugationsstadien echte Mikronuclei oder ähnliche Gebilde auf.

Gattung: **Opalina** Purkinje u. Valentin.

**Opalina ranarum** Purk. u. Val.

1835 Purkinje et Valentin, De phenomeno generali et fundamentali motus vibratorii etc. Vratislaviae.
1876 Engelmann, in: Morphol. Jahrb. Vol. 1. p. 574.
1877 Zeller, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 29. p. 352.
1904 Loewenthal, Das Auftreten eines mikronucleusartigen Gebildes bei Opalina. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 3. p. 387.
1907 Neresheimer, E., Die Fortpflanzung der Opalinen. In: Arch. f. Protistenk. Suppl.-Bd. 1. p. 1.
1909 Metcalf, Opalina. Ibid. Vol. 13. p. 195.

Die Gattung Opalina ist durch den Besitz von bläschenförmigen Kernen ausgezeichnet. Es sind deren 2 oder mehr vorhanden, welche alle gleich geartet sind; also nicht Haupt- und Nebenkern, vielmehr gleichen alle Kerne Nebenkernen.

Opalina ranarum ist die gemeinste Form, dabei sehr groß, sie mißt 600—800 μ. Ihr Körper ist stark abgeplattet, breit, nach vorn stumpf zugespitzt, nach hinten mehr oder weniger abgerundet (Fig. 1151 A). Der Umriß ist nicht regelmäßig, vielmehr ist die linke Seite etwas eingekerbt. Die Pellicula ist durch starke Streifen ausgezeichnet.

Das Ektoplasma ist homogen, das Entoplasma granuliert und enthält zahlreiche scheibenförmige Körperchen.

Außerdem enthält es die sehr zahlreichen Kerne, welche einen Durchmesser von 8—10 μ besitzen.

Mund und After fehlen; nach neueren Untersuchungen von Metcalf ist ein eigenartiger kanalartiger Exkretionsapparat vorhanden.

Opalina ranarum bewohnt den Enddarm von Rana temporaria, Bufo variabilis und cinereus. In den erwachsenen Wirten findet in der Regel eine Vermehrung durch Teilung in schiefer oder querer Richtung statt (Fig. 1151 B). Damit wechselt eine zweite Art der Vermehrung ab, welche nur zu gewissen Zeiten des Jahres stattfindet.

Bei der Lebensweise und Nahrung der Frösche und Kröten wäre eine Infektion mit den Infusorien ohne Wirtswechsel der letzteren nicht möglich, fände die Infektion nicht ausschließlich bei den Larven statt.

Wenn die Frösche im Frühjahr zum Laichen ins Wasser gehen, zerfallen die Opalinen in ihrem Darm durch rasch aufeinander folgende Teilungen in kleine Individuen (40—50 μ), welche nur noch wenige Kerne enthalten (Fig. 1151 C). Dieselben umgeben sich alsbald mit

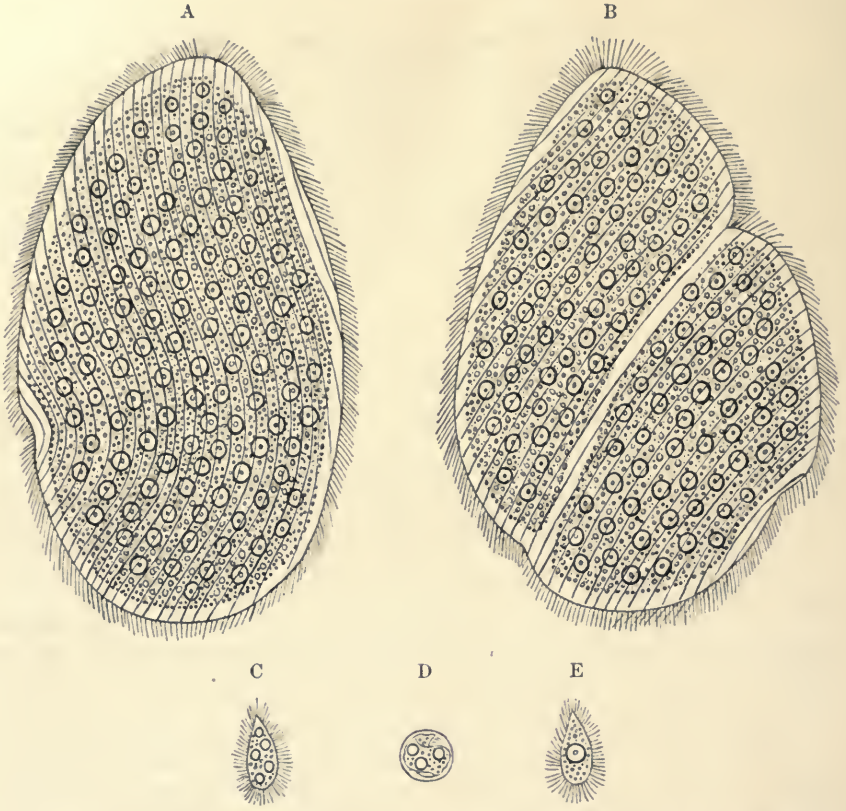



Fig. 1151 A—E. Opalina ranarum. A Ganzes Tier mit zahlreichen bläschenförmigen Kernen. B Ebensolches in Teilung durch Zerfall in zwei gleich große Stücke. C Durch fortgesetzte Teilung entstandenes kleines, wenigkerniges Individuum. D Ein solches encystiert. E Kürzlich aus der Cyste ausgeschlüpftes Individuum, einkernig. (Sämtliche Figuren bei gleicher Vergrößerung nach Zeller.)

Fig. 1152 A—F. Opalina ranarum. Stadien aus dem Kaulquappendarm. A Aus der Cyste auskriechendes mehrkerniges Individuum. B Derartiges Individuum mit Reduktionskörperchen. C Durch Teilung aus solchem entstehende Gameten. D Kopulation zweier Gameten. E Zygote. F Mehrkerniges, heranwachsendes Stadium. (Nach Neresheimer.)

einer durchsichtigen kugeligen Cyste von 20—28 μ (selten 40—45 μ) Durchmesser (Fig. 1151 D).

Die encystierten Tierchen zeigen noch mehrere Kerne. Sie verlassen den Darm ihres Wirts, fallen in den Schlamm und werden mit diesem von den Kaulquappen gefressen. Sie kriechen in ihnen erst im Enddarm aus, wo die Cysten oft tagelang liegen bleiben. Die aus den Cysten entstehenden einkernigen Stadien sind die Gameten, welche nach Metcalf Anisogameten sind. Die Kopulation führt zu einer vollkommenen Verschmelzung (Fig. 1152).

Es würde zu weit führen, die sehr interessanten Phänomene, welche der Kopulation vorausgehen und sie begleiten (vgl. Fig. 1152), hier zu erörtern. Es sei auf die Arbeiten von Neresheimer und Metcalf hingewiesen.

Für die Auffassung der Ciliaten im allgemeinen sind die eigenartigen Opalinen aus Fischen und Amphibien und ihre Verwandten aus Cephalopoden etc. von großer Wichtigkeit; doch sind unsere Kenntnisse aller dieser Formen noch unvollkommen. (Vgl. die Schriften, welche im Literaturverzeichnis angeführt sind.)

## Gattung: **Ichthyophthirius** Fouquet.

### **Ichthyophthirius multifiliis** Fouquet.

1869 Parasitisches Infusor, Hilgendorff und Paulicki, in: Centralbl. f. d. med. Wissensch. p. 33.
1876 Ichthyophthirius multifiliis Fouquet, in: Arch. Zool. expér. Vol. 5. p. 159.
1884 Chromatophagus parasiticus Kerbert, in: Nederl. Tijdschr. v. d. Dierk. Vereen. Vol. 5. p. 44.
1880 Holophrya multifiliis Fouquet, Bütschli, in: Bronns Klassen und Ordnungen. Vol. 1. Protozoa.
1892 Zacharias, in: Centralbl. f. Bakt. etc. p. 718.
1908 Neresheimer, E., Der Zeugungskreis von Ichthyophthirius. In: Ber. d. Kgl. bayr. biol. Versuchsstation in München. Vol. 1. p. 1.

Diese Art, welche den Angehörigen der Gattung Holophrya sehr nahesteht, erreicht eine sehr ansehnliche Größe. Man findet Exemplare von über $^1/_2$ mm Länge bis 800 μ. Die Gestalt ist fast kugelig, nach vorn etwas verjüngt, doch ist der Körper sehr biegsam. Die Oberfläche ist regulär gestreift.

Der Mund ist am Vorderende gelegen, von einem wulstartigen Lippensaum umgeben. Ein kurzer Schlund ist deutlich (Fig. 1153 A).

Der After liegt am Hinterende; kontraktile Vakuolen sind zahlreich vorhanden; sie sind klein und finden sich über die ganze Körperoberfläche verteilt.

Die Cilien sind sehr zart und gleichmäßig angeordnet.

Der Hauptkern ist groß, hufeisenförmig, in der Mitte des Tieres gelegen (Fig. 1153 A). Der Nebenkern, welcher bisher mit Sicherheit noch nicht nachgewiesen war, ist bei den erwachsenen Formen wahrscheinlich gar nicht vorhanden. Bei jungen Exemplaren ist er jedoch leicht zu erkennen; er ist relativ groß, bläschenförmig und zeigt im Innern eine alveoläre Struktur. Nach Neresheimer entsteht er durch einen eigenartigen Knospungsvorgang aus dem Hauptkern.

Konjugation ist bisher noch nicht bekannt. Neresheimer beschreibt Autogamie von Mikronucleis. Die Vermehrung betrachten wir am besten im Zusammenhang mit dem Parasitismus.

Ichthyophthirius multifiliis schmarotzt in der Haut von zahlreichen Süßwasserfischen (Cyprinoiden, Salmoniden, Esox, Tinca u. a.). ohne eine besondere Vorliebe für eine bestimmte Art zu zeigen. Die

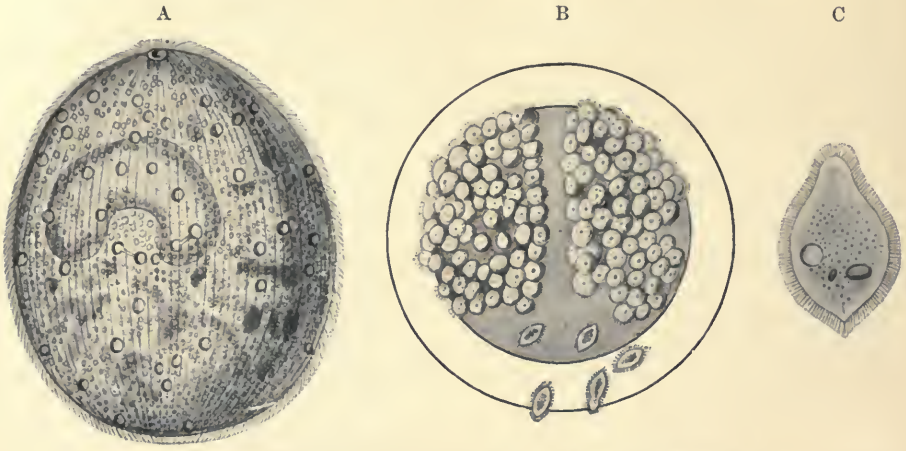



Fig. 1153 A—C. Ichthyophthirius multifiliis. A Ganzes, erwachsenes Tier. B Reife Vermehrungscyste. C Aus derselben ausgeschlüpftes junges Tier bei stärkerer Vergrößerung; mit kontraktiler Vakuole, Haupt- und Nebenkern. (Nach Bütschli.)

befallenen Fische zeigen an der Körperoberfläche weißliche Pusteln; die infizierten Tiere sind gewöhnlich in kurzer Zeit von sehr zahlreichen Parasiten bedeckt.

Die jungen Parasiten setzen sich auf der Haut der Fische fest, es ist noch nicht nachgewiesen, ob sie zwischen die Epithelzellen eindringen können. Jedenfalls findet man die heranwachsenden Tiere vom wuchernden Epithel umwallt und überwallt. Die Zellen der Haut

Fig. 1154.

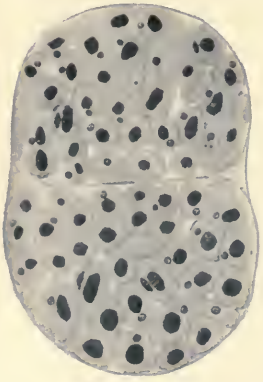


Fig. 1155.

Fig. 1154. Ichthyophthirius multifiliis. Schnitt durch eine Vermehrungscyste in fortgeschrittenem Stadium. Haupt- und Nebenkerne, letztere nicht selten in Spindelbildung, sind zu sehen. (Orig.)

Fig. 1155. Ichthyophthirius multifiliis. Zwei gemeinsam von der Haut eines Karpfens umwachsene Individuen (Schnittpräparat). Der Leib enthält außer dem großen Hauptkern zahlreiche färbbare Granulationen, welche der Nahrung entstammen. (Orig.)

ordnen sich wie das Bindegewebe bei der Bildung einer Cyste, wie Epithel um ein Gefäß (Fig. 1155). Sonst sind im Epithel keine besonderen Erscheinungen festzustellen. Die Pusteln bilden sich als eine trübe Schwellung aus, so daß sie sich meist von der dunkleren Haut des Fisches abheben.

Man findet nicht selten zwei Individuen oder selbst mehr von der gleichen Epithelkapsel umschlossen (Fig. 1155). Doch glaube ich dies nicht auf eine Teilung innerhalb des Epithels zurückführen zu müssen; denn ich habe nie Ichthyophthirius in der Haut in Teilung angetroffen.

Die Vermehrung findet vielmehr in der Regel statt, nachdem das Infusor aus dem Epithel des Fisches herausgefallen ist. Dies kann nach Erreichung ganz verschiedener Körpergrößen geschehen. Oft lösen sich mit dem Infusor Teile der Haut ab.

Das herausgefallene Tier bildet eine gallertige zarte Cyste und teilt sich alsbald in zwei Hälften unter lebhaften Bewegungen und Rotationen. Die beiden Hälften teilen sich sofort wieder, und es entsteht durch fortgesetzte Teilung eine sehr große Anzahl kleiner Nachkommen (Fig. 1153 B u. C). Die Zahl wechselt je nach der Größe, welche das Infusor vor der Teilung, als es sich aus der Haut loslöste, erreicht hatte. Sie erreicht nach meiner Schätzung höchstens 256. Doch ist die Zahl nicht immer eine regelmäßige, da häufig ein Teilstück in irgendeinem Stadium die Teilung einstellt, z. B. schon im Zweierstadium nur die eine Hälfte die Teilung fortsetzt. Die jungen Tiere messen im Durchschnitt 45 μ in der Länge.

In den späteren Stadien, wenn die Nahrungskörper im Plasma schon fast vollständig aufgebraucht sind, lassen sich auch die Nebenkerne, zum Teil in Spindelbildung, auf Schnitten massenhaft nachweisen (Fig. 1154).

Die jungen Tiere schwärmen aus der Cyste aus (bei ihnen sollen dann nach Neresheimer die Autogamievorgänge stattfinden) und infizieren die Fische von neuem, um in der Haut heranzuwachsen. Die Pusteln finden sich hauptsächlich auf den Flossen und dem Kopf, doch auch auf Augen und Kiemen. Wird die Infektion sehr stark, so dehnen sich die Pusteln schließlich über den ganzen Körper aus, wobei die benachbarten zusammenfließen.

Die infizierten Fische, besonders Forellenbrut, gehen oft massenhaft an den Ichthyophthirien ein, insbesondere, da sich in deren Gefolge meist Saprolegnien und andere Pilze auf der Haut der Fische ansiedeln.

### B. Typische Holotricha.

#### a) Holotricha gymnostomata.

#### 1. Familie: **Enchelidae** Ehrenberg.

Formen mit einem röhrenförmigen, stets unbewimperten, meist geraden, nicht immer deutlichen Schlund.

Gattungen: Holophrya Ehrbg., Enchelys Ehrbg.

Prorodon Ehrbg. Gattung mit eiförmigen Arten, deren Schlund von feinen Stäbchen gestützt ist, mit dichteren Cilienbüscheln in der Nähe des Mundes. Die Tiere bewegen sich sehr lebhaft unter Rotation um die Längsachse.

Prorodon ovum (Ehrbg.) (Fig. 1156 B). P. teres Ehrbg. (vgl. auch Fig. 49, S. 42).

Nahe steht Enchelyodon Cl. u. L. (E. farctus C. u. L., Fig. 294, S. 313).

Lacrymaria Ehrbg., mit flaschenförmigen Arten (vgl. Fig. 226 A, S. 221).

Coleps Ehrbg., eine in faulendem Sumpfwasser sehr häufige Gattung, hat einen tonnenförmigen Körper; die sehr erweiterungsfähige Mundöffnung nimmt das ganze breit abgestutzte Vorderende ein. Der Schlund ist längsgestreift. Der Körper besteht aus einer größeren Anzahl von Platten. Coleps hirtus Ehrbg. Fig. 1156 A und Fig. 107, S. 93; Fig. 142, S. 148.

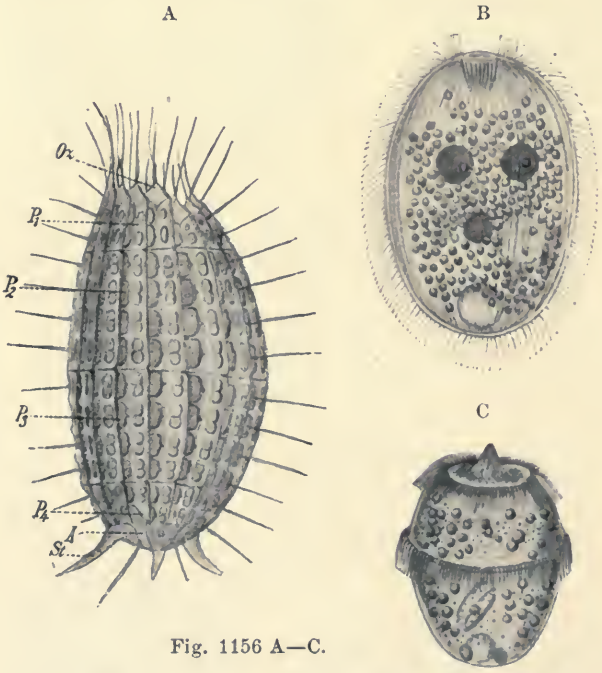



Fig. 1156 A—C.

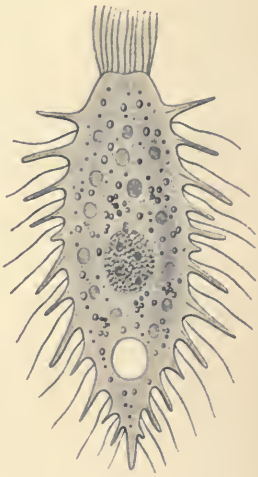


Fig. 1157.

Fig. 1156 A—C. A Coleps hirtus (O. F. M.). (Orig.). *Oz* Oralzähne. $P_1$—$P_4$ Reihen von Panzerplatten. *St* Stacheln. *A* Cytopyge. B Prorodon ovum (Ehrbg.). (Nach Blochmann.) C Didinium nasutum Stein. (Nach Lieberkühn.)

Fig. 1157. Dactylochlamys piseiformis Lauterborn. Optischer Querschnitt durch das Körperinnere. Vergr. ca. 600. (Nach Lauterborn.)

Hier in der Nähe ist auch die eigenartige, von Lauterborn beschriebene, sapropelische (vgl. S. 319) Form Dactylochlamys piseiformis L. einzuordnen (Fig. 1157).

Didinium Stein. Eiförmige Gattung mit reduzierter Bewimperung. 2 Ciliengürtel vorhanden. Am Vorderende ein vorstülpbarer Rüssel, an dessen Ende die sehr erweiterungsfähige Mundöffnung gelegen ist. Der Schlund ist durch feine Stäbchen gestützt. Das Tier ist ein lebhafter Räuber, der selbst Paramäcien zu verschlingen vermag. Didinium nasutum Stein (Fig. 1156 C, vgl. auch Fig. 292 u. 293, S. 312 u. 313).

### Gattung: **Bütschlia** Schuberg.

**Bütschlia parva** Schuberg.

1888 Schuberg, in: Zool. Jahrb. Anat. Vol. 3. p. 372.
1895 Eberlein, in: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 50. p. 280.

Die Gestalt dieser nur etwa 60 μ Länge erreichenden Art ist oval, oft nahezu kugelig. Das Vorderende ist fast gerade abgestutzt. Das Ektoplasma ist dicht homogen, cuticulaartig. Am Vorderende findet sich ferner eine sehr dichte Plasmazone (Fig. 1158).

Die Oberfläche des Körpers ist in ihrer ganzen Ausdehnung mit sehr feinen und zarten Cilien bedeckt, welche in ziemlich weiten Längsreihen angeordnet sind. Am Vorderende sind die Cilien besonders lang.

Im Entoplasma zeigen sich zahlreiche Nahrungskörper; sonst ist es sehr homogen, vor allem frei von Vakuolen, außer einer Vakuole in der Nähe des Vorderendes, welche mit stark lichtbrechenden Konkretionen angefüllt ist, die durch einen Porus von Zeit zu Zeit entleert werden. Eberlein will bisweilen eine kontraktile Vakuole gesehen haben.

Der Hauptkern ist groß und blaß, ziemlich kugelig geformt. Der Nebenkern ist noch unbekannt.

Die Länge des Tieres beträgt 30—50 μ, die Breite 20—30 μ.

Die Vermehrung erfolgt durch Querteilung. Konjugation und Encystierung sind noch unbekannt.

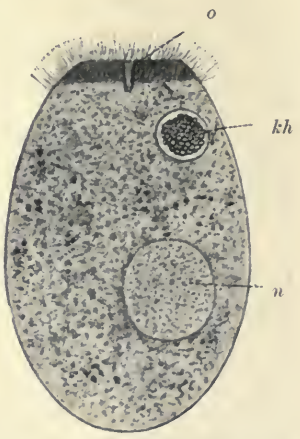



Fig. 1158. Bütschlia parva. *o* Mundöffnung. *kh* Konkrementhaufen. *n* Hauptkern. (Nach Schuberg.)

Die Art findet sich im Rumen (Pansen) von Rindern. Allgemeines über die Infusorien des Wiederkäuermagens s. S. 1137.

Bütschlia neglecta Schuberg (a. a. O. S. 374) und Eberlein (a. a. O. S. 282) finden sich ebenfalls im Rumen der Rinder, während eine andere Art, B. postciliata Bundle (Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 60. 1895), im Coecum des Pferdes gefunden wurde.

### 2. Familie: **Trachelidae** Ehrenberg.

Die Tracheliden sind nicht so regelmäßig gebaut, wie die Encheliden. Ihr Körper ist bilateral-symmetrisch oder asymmetrisch, meist seitlich komprimiert. In der Nachbarschaft des Mundes ist oft eine Körperpartie rüsselartig vorgezogen und überragt die Mundregion.

Gattungen: Trachelius Cl. u. L., Amphileptus Cl. u. L. (A. Claparedii Stein), Lionotus Wrzesn. (L. anser O. F. M.), Loxodes Cl. u. L. (L. rostrum Ehrbg.).

Dileptus Duj. Eine Gattung mit langem, sehr beweglichem Rüsselfortsatz, der etwa $^2/_3$ der Gesamtlänge erreicht, und zugespitztem Hinterende. An der Basis des Rüssels liegt ventral die Mundöffnung. Der Schlund ist von feinen Stäbchen gestützt. An der Ventralkante des Körpers zahlreiche Trichocysten. Makronucleus bei manchen

Formen rosenkranzförmig, bei anderen durch eine Anzahl chromatischer Brocken vertreten. Mikronucleus nur bei der Konjugation nachweisbar.

Dileptus anser (O. F. M.). D. gigas Wrzesn. (Fig. 1149).

### 3. Familie: **Chlamydodontidae** Stein.

Körper oval oder bohnenförmig, mäßig lang, oft abgeplattet; im letzteren Fall vorwiegend auf der Bauchseite bewimpert.

Gattungen: Nassula Ehrbg. (N. elegans Ehrbg.).

Chilodon Ehrbg. Stark abgeflacht, oft mit gekrümmtem Reusenapparat. C. uncinatus Ehrbg. = curvidentis Gruber (Fig. 77, S. 64; vgl. auch Fig. 226 B, S. 221). Chilodon cyprini Moroff, eine Form mit eingekerbtem Hinterrand, kommt bei Karpfen und ganz besonders bei Goldfischen sehr häufig auf der Haut vor. Bei massenhafter Entwicklung, besonders bei Verbreitung der Parasiten auf die Kiemen, verursacht er eine schwere Erkrankung, welche in Goldfischzüchtereien große Verheerungen anrichten kann (vgl. Hofer, Handb. der Fischkrankh. 1904. p. 128). Ch. hexastichus Kiernik parasitiert ebenfalls auf Süßwasserfischen.

Ch. dentatus (wohl = uncinatus) (Ehrbg.) ist von Guiart neuerdings für einen Parasiten des menschlichen Darms gehalten worden, da er sich in Faeces nachweisen ließ. Es ist wohl kaum an echten Parasitismus zu denken, sondern eher an Passage im Cystenzustand durch den menschlichen Körper und nachträgliche Entwicklung in den abgesetzten Faeces (vgl. hierzu die Entwicklungsweise von Chlamydophrys S. 741). Selenew will

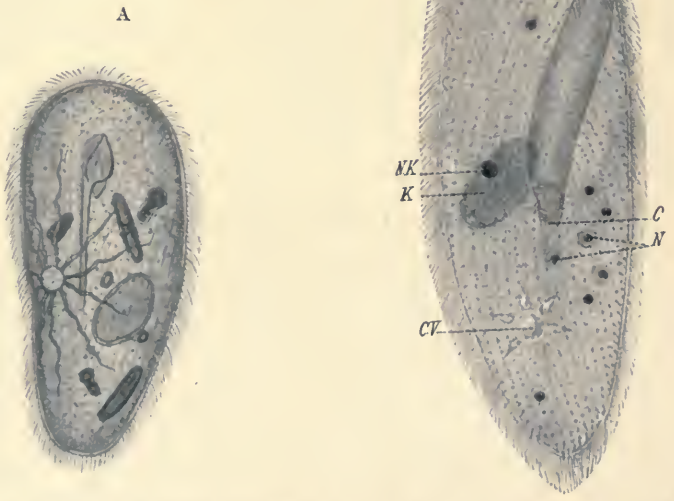



Fig. 1159 A u. B. A Frontonia leucas Cl. u. L. (Nach Schewiakoff.) B Paramaecium caudatum Ehrbg. (Orig.) *K* Hauptkern. *NK* Nebenkern. *C* Schlund. *N* Nahrungsvakuolen. *CV* kontraktile Vakuolen.

in mehreren Fällen ein Chilodon-ähnlich aussehendes Protozoon im Prostatasekret bei Gonorrhöe gefunden haben.

### b) Holotricha trichostomata.

### 4. Familie: **Chiliferidae** Bütschli.

Formen mit in der vorderen Körperhälfte, manchmal am Vorderende gelegenem Mund; dieser ist an seinen Rändern oder der Schlund ist mit undulierenden Membranen versehen, der Schlund ist flach oder beutelförmig.

Gattungen: Leucophrys Stein mit spaltförmigem Mund am Vorderende (L. patula Ehrbg.).

Glaucoma Ehrbg. (G. scintillans Ehrbg., häufig in Infusionen).

Frontonia Cl. u. L. Formen mit regelmäßiger Körperstreifung, ventral gelegener, großer ovaler Mundöffnung mit großer undulierender Membran am linken Rand, meist mit Trichocysten.

Fr. leucas Cl. u. L. mit seitlich gelegener kontraktiler Vakuole und langen geschlängelten zuleitenden Kanälen (Fig. 1159 A). Oft mit Zoochlorellen infiziert.

Ophryoglena Cl. u. L. (O. flava Ehrbg. Fig. 84, S. 69).

Colpidium Stein (C. colpoda St.).

Colpoda O. F. M. (C. cucullus Ehrbg., Fig. 1160). Eine in Heuinfusionen besonders häufige Form.

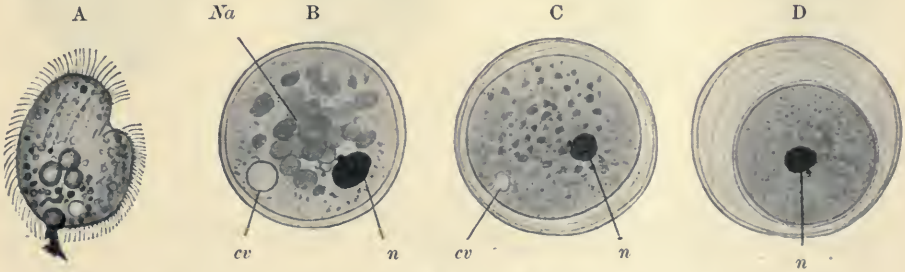



Fig. 1160 A—D. Colpoda cucullus Stein. A Freies Individuum bei der Defäkation. Vergr. ca. 250. (Nach Rhumbler.) B—D Stadien der Bildung einer doppelten Cystenhülle. Vergr. ca. 400. *cv* kontraktile Vakuole. *n* Hauptkern. *Na* Nahrungspartikel. (Nach Doflein.)

### 5. Familie: **Microthoracidae** Wrzesniowski.

Stark asymmetrische Formen, deren Mund in der hinteren Körperhälfte gelegen und deren Körperbewimperung oft reduziert ist.

Gattung: Microthorax Engelm.

### 6. Familie: **Paramaecidae** Bütschli.

Dicht und gleichmäßig bewimperte Formen mit ventral gelegenem Mund, röhrenförmigem Schlund, mit meist langer, undulierender Membran.

Gattung: Paramaecium Stein.

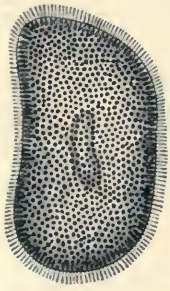
Diese Gattung enthält verschiedene Arten, welche die meistuntersuchten Infusorien sind, da sie als Objekte für das Studium der Vererbungs-, Fortpflanzungs- und Konjugationserscheinungen und der

Physiologie vor allen anderen gedient haben. Ueber sie findet sich einiges Wichtige im Allgemeinen Teil S. 288.

P. caudatum Ehrbg. Die gemeinste Infusorienform in fauligem Wasser hat einen spindelförmigen, länglichen Körper, einen ovalen Makronucleus von massigem Bau mit kleinem, anliegendem Mikronucleus, zwei kontraktile Vakuolen mit Kanalrosetten und führt Trichocysten. Länge des Körpers 120—325 μ. (Fig. 1159 B u. 1161 A; vgl. auch Fig. 285 u. 286, S. 288; Fig. 287, S. 289; Fig. 108—110, S. 94; Fig. 116 u. 117, S. 98 u. 99; Fig. 123 u. 124, S. 112; Fig. 279, S. 275.)

P. aurelia (O. F. M.) mit zwei Nebenkernen (Fig. 1161 B, vgl. auch Fig. 282, S. 283, u. Fig. 1148, S. 1105).

Fig. 1161 A—D. Die vier wichtigen, gesicherten Paramaeciumarten, bei gleicher Vergrößerung nebeneinander gestellt. A Paramaecium caudatum. B P. aurelia. C P. bursaria. D P. putrinum. (Nach Schewiakoff.)



P. putrinum Cl. u. L. ist kürzer und plumper als die vorigen, sonst sehr ähnlich. Länge 80—140 μ. (Fig. 1161 D u. Fig. 211 A—Q, S. 204 ff.)

P. bursaria (Ehrbg.) ist breiter, flacher, mehr nierenförmig gestaltet, die Peristomfurche ist flach. Der Makronucleus ist ebenfalls nierenförmig, ihm liegt ein Mikronucleus an. Fast stets durch Zoochlorellen infiziert. Länge ca. 120 μ (60—155 μ). (Fig. 1161 C u. Fig. 1162.)

Fig. 1162. Paramaecium bursaria (Ehrbg.), mit Zoochlorellen erfüllt. (Nach Verworn.)

### 7. Familie: **Urocentridae** Claparède u. Lachmann.

Mit einzelnen Wimperfeldern (hauptsächlich ein bis zwei Wimperringen), Mund ventral, Schlund lang-röhrenförmig.

Gattung: Urocentrum Nitzsch. (U. turbo Ehrbg.)

### 8. Familie: **Pleuronemidae** Bütschli.

Formen mit starker allgemeiner Bewimperung, denen ein Schlund nicht selten fehlt. Das Peristom ist am linken Rand mit einer oft sehr mächtig entwickelten undulierenden Membran versehen, während es am rechten Rand eine schwächere Membran oder eine Reihe von Wimpern besitzt.

Gattung: Pleuronema Duj. (P. chrysalis Stein Fig. 1163). Eine Form mit starker undulierender Membran, welche meist mit ausgestreckten Cilien im Wasser stillsteht und sich bei Beunruhigung durch Sprünge fortbewegt.

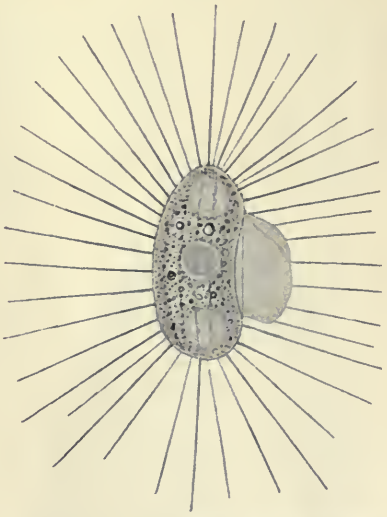


Fig. 1163. Pleuronema chrysalis Stein. Rechts die große undulierende Membran. (Nach Verworn.)

Gattung: **Anophrys** Cohn.

**Anophrys Maggii** Cattaneo.

1888 Cattaneo, in: Bull. Sc. Pavia. Anno 10. p. 11 und Zool. Anz. Vol. 11. 1888. p. 456.

Diese ungenügend beschriebene Form, von welcher Bütschli vermutet, daß sie unrichtigerweise zur Gattung Anophrys gestellt sei, führen wir wegen der merkwürdigen Art ihres Parasitismus hier an.

Der Körper ist länglich-oval (35—45 μ lang, 10—12 μ breit). Am vorderen Ende sind die Cilien am längsten; das Ende ist zu einer Art Schnabel ausgezogen, unter welchem die Mundöffnung liegt. Das Hinterende ist abgerundet; der Kern liegt median, die kontraktile Vakuole im hinteren Teil.

Die Art fand sich in den Kiemenblättern von Carcinus maenas im Blute kreisend und ernährte sich von den Blutzellen.

Wir haben offenbar hier ein Beispiel von gelegentlichem Parasitismus vor uns, wie denn öfter auf den Kiemen von Crustaceen ektoparasitisch vorkommende Infusorien bei kranken Individuen ins Blut einzudringen und dort gut fortzukommen scheinen.

Es sind mehrere Fälle von derartigem Parasitismus bei niederen und höheren Crustaceen bekannt geworden; das vereinzelte Vorkommen scheint in den meisten dieser Fälle auf gelegentlichen Parasitismus hinzudeuten, doch ist darüber noch recht wenig bekannt.

Es wäre von großem Interesse, diese Frage experimentell zu untersuchen, was jedenfalls auch keinen allzugroßen Schwierigkeiten begegnen würde.

### 9. Familie: **Isotrichidae** Bütschli.

Meist parasitische Formen. Gestalt länglich, Pellicula dick, Bewimperung total und dicht. Mund ventral stark nach hinten verlagert, oft bis zum Hinterende.

Gattungen: Conchophthirus Stein (C. anodontae Ehrbg.) im Schleim der Mantelhöhle von Süßwassermuscheln. Ferner:

## Gattung: **Isotricha** Stein.

### **Isotricha prostoma** Stein.

1859 Stein, in: Lotos. Vol. 9. Prag. p. 57.
1888 Schuberg, in: Zool. Jahrb. Vol. 3. Syst. p. 377.
1895 Eberlein, in: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 59. p. 272.

Von allen Infusorien des Rumens der Wiederkäuer ist diese Art am weitesten verbreitet.

Die Form des sehr biegsamen und elastischen, aber nicht kontraktilen Körpers ist gestreckt-eiförmig, das Vorderende abgerundet, das Hinterende zugespitzt. Der Körper ist ein wenig dorsoventral abgeplattet (Fig. 1164).

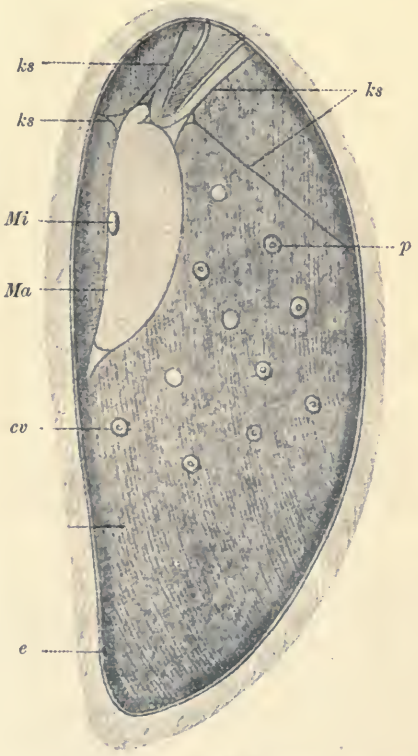



Fig. 1164. Isotricha prostoma. *cv* kontraktile Vakuolen, *e* Ektoplasma, *ks* Kernstiel, *Ma* Hauptkern, *Mi* Nebenkern, *p* Exkretionsporus einer kontraktilen Vakuole. (Nach Schuberg.)

Der Mund mit dem kurzen, weiten Schlund liegt am Vorderende, etwas ventral verschoben. Am Hinterende befindet sich eine Afterröhre.

Die ganze Oberfläche des gelblichen oder farblos durchscheinenden Tieres ist mit feinen Cilien bedeckt.

Die Körperhülle besitzt einen sehr komplizierten Bau, der noch nicht hinreichend aufgeklärt ist. Jedenfalls besteht sie aus zwei dichteren Membranen, welche eine stark quellbare Masse umschließen.

Das Entoplasma ist dicht granuliert und in steter Bewegung. Die kontraktilen Vakuolen, welche in größerer Zahl vorhanden sind, befinden sich hauptsächlich in der Körpermitte.

Der Hauptkern findet sich in einer Art von Tasche durch die sog. Kernstiele (Fig. 1164 *ks*) an der Rückenfläche des Tieres aufgehängt; ihm liegt der ovale Nebenkern an.

Die Länge des Tieres beträgt 70—150 μ, die Breite 50 bis 100 μ.

Die Vermehrung erfolgt durch Querteilung.

Die Bewegung ist eine sehr gewandte, wobei das Hinterende vorangeht.

Die Art bewohnt das Rumen der Rinder und anderer Wiederkäuer. (Allgemeines siehe S. 1137.)

Sehr ähnlich dieser Form und ebenfalls am gleichen Ort sehr häufig ist Isotricha intestinalis Stein (s. Schuberg, a. a. O. p. 385, und Eberlein, a. a. O. p. 277).

Eine verwandte Gattung Dasytricha findet sich in der Art Dasytricha ruminantium Schuberg (a. a. O. p. 386, Eberlein, a. a. O. p. 278) ebenfalls im Rumen der Wiederkäuer.

## II. Unterklasse.
## **Spirigera** Bütschli.

### II. Ordnung.
### **Heterotricha** Stein.

Die heterotrichen Infusorien besitzen außer der spiral zum Munde führenden adoralen Zone ein aus feinen, gleichmäßigen Cilien bestehendes, den ganzen Körper überziehendes Wimperkleid. Die adorale Zone besteht aus kräftigen Cilien oder aus Cirren; am Schlund finden sich nicht selten kräftig entwickelte undulierende Membranen. Die adorale Spirale ist links gewunden.

#### 1. Familie: **Plagiotomidae** Claparède und Lachmann.

Formen mit schmalrinnenförmigem Peristom. Mund in der Mitte oder am hinteren Teil des Körpers gelegen. Adorale Zone meist ziemlich geradlinig.

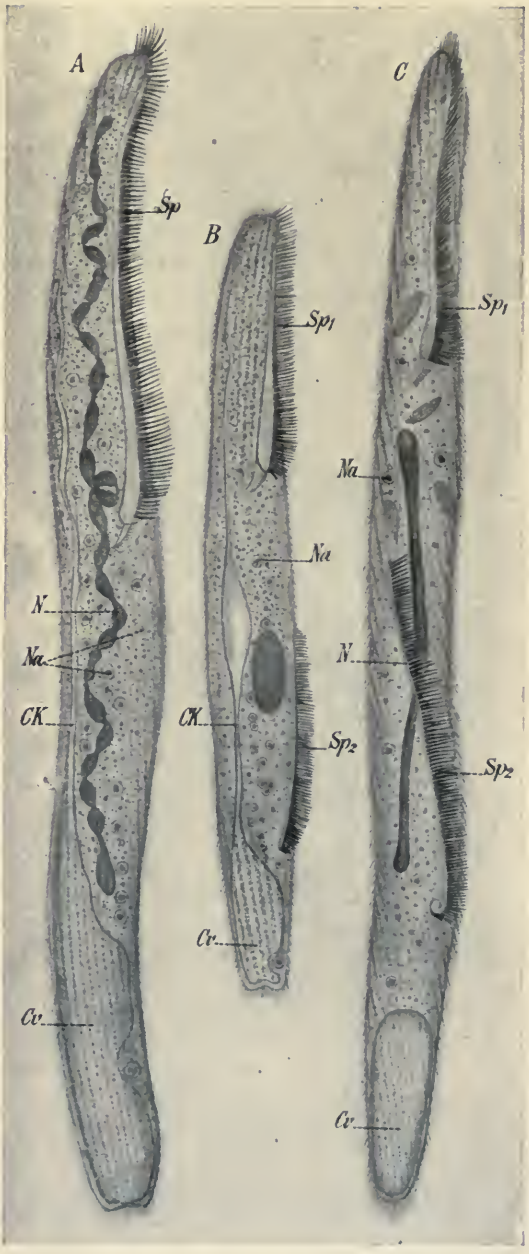



Fig. 1165 A und C. Spirostomum ambiguum. A Gewöhnliches Individuum mit rosenkranzförmigem Hauptkern. B Kondensierung des Kerns vor der Teilung bei Spirostomum teres. C Längsstreckung des Kerns. *Sp* adorale Spirale. $Sp_1$, $Sp_2$ die neuangelegte des Tochtertiers. *N* Kern. *Na* Nahrungsvakuole. *Cv* kontraktile Vakuole. *CK* zuleitender Kanal. (Nach Stein.)

Gattungen: Plagiotoma Duj., Blepharisma Perty, Spirostomum Ehrbg. Große Arten (bis 4,5 mm lang) von sehr kontraktilem Körper (vgl. Fig. 63, S. 52). Körperstreifung sehr deutlich, kontraktile Vakuole hinten mit langem Zuführungskanal. Spirostomum ambiguum Ehrbg. In fauligem Sumpfwasser oft in großer Menge (Fig. 1165).

## 2. Familie **Bursaridae** Stein.

Peristom relativ breit, meist dreieckig und mehr oder weniger tief eingesenkt. Schlund wenig ausgebildet. Adorale Zone nur am linken Peristomrand.

Fig. 1166.

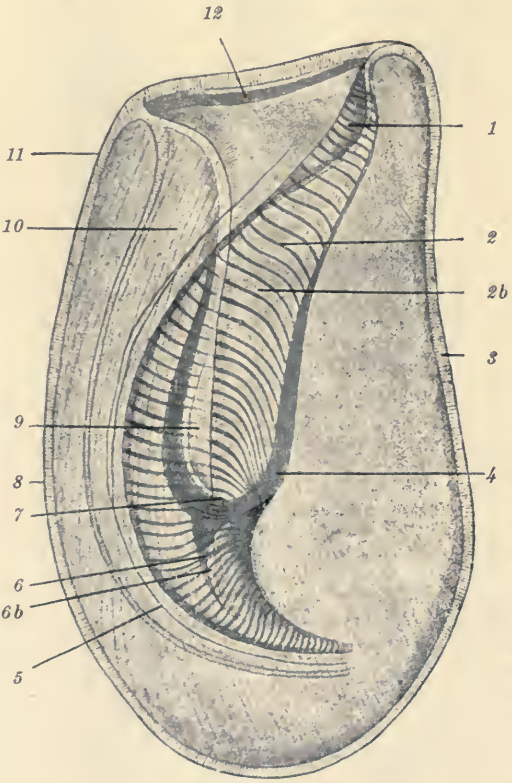



Fig. 1167.

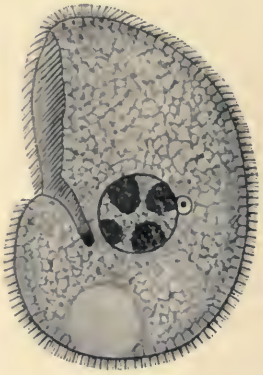


Fig. 1166. Bursaria truncatella O. F. M. Länge bis 1,5 mm, Süßwasser. Tier von der Ventralseite. Die Cilien an der Oberfläche des Körpers sind nicht dargestellt. Kern und Inhaltskörper ebenfalls weggelassen, auch die Streifungen der inneren Teile. *1* Ausbuchtung der Peristomhöhle am Vorderende, *2* Peristomstreifen, auf denen die Membranellen stehen, *2b* Peristom, *3* Ektoplasma, *4* Peristomband, *5* Mundspalte, *6* hinterer Fortsatz des Peristombandes, *6b* Septum, *7* Peristomwinkel, *8* Ektoplasma, *9* rechter Peristomrand, *10* Peristomplatte, *11* Ektoplasma, *12* Querband. (Nach A. Schuberg aus Lang.)

Fig. 1167. Nyctotherus faba. (Nach Schaudinn kombiniert.)

Gattung: Bursaria O. F. Mueller. Große, breite Form, bis 1,5 mm lang, oval, vorn breit abgestutzt mit tiefem, taschenförmigem Peristom und großem Schlund. B. truncatella O. F. Muell. (Fig. 1166).

## Gattung: **Nyctotherus** Leidy.

Die Gattung Nyctotherus, deren Vertreter im Darm von Anuren und Arthropoden schmarotzen, ist vor mehreren Jahren um zwei interessante Arten bereichert worden, welche im Darm des Menschen vorkommen.

N. cordiformis Cl. kommt in Batrachiern, N. ovalis Leidy (Fig. 158, S. 160) in Blatta orientalis, N. piscicola Daday in Fischen vor.

### 1. Nyctotherus faba Schaudinn.

1899 Schaudinn, in Centralbl. f. Bakt. etc. Vol. 25. p. 491.

Das Infusor ist bohnenförmig, dorsoventral etwas abgeplattet. Der linke Seitenrand ist konvex, der rechte konkav und in der Mitte ausgerandet. Das Vorderende ist nach rechts gebogen und an der rechten Seite sanft abgestutzt, das Hinterende ist breit abgerundet (Fig. 1167).

Das Tier ist sehr klein, die Länge 26—28 μ, die Breite 16—18 μ, die Dicke 10—12 μ, während alle anderen Vertreter der Gattung 2—3mal so groß sind.

Das Peristom, am rechten Körperrand gelegen, ist schmal, spaltförmig; es reicht, etwas ventral gebogen, etwa bis zur Körpermitte. Der Schlund ist kurz, viel kürzer als bei den anderen Arten der Gattung. Der Eingang des Schlundes zeigt keine Leitborste.

Das Entoplasma enthält keine geformten Nahrungskörper. Die Wimpern, welche die Körperoberfläche bedecken, sind ziemlich kurz (3—4 μ). Die kontraktile Vakuole ist groß, am Hinterende gelegen; ihr Inhalt wird in Intervallen von 18—20 Sekunden durch die links von ihr mündende Afterröhre entleert.

Der Hauptkern liegt median, ist kugelig und hat einen Durchmesser von 6—7 μ. Die Anordnung des Chromatins in ihm ist bemerkenswert: es ist in 4—5 soliden großen Körpern an der Kernmembran angesammelt, während die dazwischen liegende Masse ganz chromatinfrei ist.

Der kugelige oder längliche Nebenkern hat einen Durchmesser von 1—1½ μ; er liegt der Membran des Hauptkerns meist dicht an.

Teilung und Konjugation sind noch unbekannt. Die Dauercyste ist oval, innerhalb von ihr ist der Hauptkern mit seiner merkwürdigen Chromatinanordnung deutlich erkennbar.

Die Art wurde in Berlin bei einem Patienten festgestellt, welcher an Diarrhöen, abwechselnd mit Verstopfung, litt. Die Vorgeschichte des Patienten läßt die Möglichkeit zu, daß er sich im Ausland (Nordamerika) mit den Infusorien infizierte.

Eine direkte pathogene Bedeutung der im Stuhl sehr reichlich vorhandenen, mit Balantidium minutum vergesellschafteten, Infusorien ist nicht wahrscheinlich.

---

Unter dem Namen Nyctotherus africanus hat Castellani (in: Centralbl. Bakt. Abt. Orig. Vol. 38. 1905. p. 66) ein Infusor beschrieben, welches er in Uganda in den Faeces eines an Schlafkrankheit und Diarrhöen leidenden Eingeborenen fand. Er bildet das Infusor ab in Gestalt etwa einer Glocke mit Handgriff. Der Kern und Nebenkern sehen genau so aus wie bei N. faba. Das Infusor mißt 40—50 μ in der Länge und 35—40 μ in der Breite. Wenn Castellani nicht ganz deformierte Individuen abgebildet und beschrieben hat (etwa von N. faba Schaud.), was man fast annehmen möchte, so gehört das von ihm beobachtete Infusor sicher nicht in die Gattung Nyctotherus.

### 2. Nyctotherus giganteus (P. Krause).

1906 Balantidium giganteum P. Krause, Ueber Infusorien im Typhusstadium. In: D. Arch. klin. Med. Vol. 86. p. 442.
1908 Nyctotherus giganteus Braun, Tierische Parasiten. 4. Aufl.

Die etwas ungenau beschriebene Form ist von Braun wohl mit Recht in die Gattung Nyctotherus verwiesen worden. Das Tier ist ebenfalls schwach bohnenförmig, hinten verdickt. Das Vorderende ist verschmälert. Der Hinterrand ist abgestutzt. Das Peristom liegt, wie aus Abbildung und Bemerkungen im Text hervorgeht, seitlich. Der Makronucleus ist bohnenförmig, der Mikronucleus ist klein. Es sind 2 kontraktile Vakuolen vorhanden. Die Cytopyge liegt am Hinterende (Fig. 1168 A). Das Tier mißt in der Länge 90—400 μ, in der Breite 60—150 μ.

N. giganteus wurde in Breslau bei einem Typhusfall, bei welchem gleichzeitig Trichomonas intestinalis vorkam, entdeckt und verschwand mit dem Aufhören der Diarrhöe. Wesentlich für das Vorkommen ist die alkalische Reaktion des Darminhalts, ferner dessen Dünnflüssigkeit. In Faeces, welche durch das Ueberwuchern von Bacillus faecalis alcaligenes alkalisch erhalten werden, konnte P. Krause im Brutschrank bei 57° C die Art wochenlang am Leben erhalten. Auch in Kulturen dieses Bakteriums gelang die Züchtung.

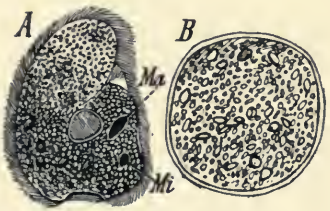



Fig. 1168 A u. B. Nyctotherus giganteus (Krause). A frei. B encystiert. *Ma* Makronucleus. *Mi* Mikronucleus. (Nach Krause.)

Außerhalb des Körpers, bei Abkühlung tritt sehr leicht Encystierung ein.

Durch ihre Größe ist die Art leicht von N. faba zu unterscheiden.

Gattung: **Balantidium** Claparède u. Lachmann em. Stein.

Von den Arten dieser Gattung schmarotzen die meisten im Darm von Amphibien, Würmern und eine Art im Schwein. Zwei Arten sind jedoch auch im Menschen nachgewiesen worden.

Ihre Körpergestalt ist meist oval oder ellipsoid, das Vorderende etwas abgestutzt, alle Arten sind etwas metabol; das Peristom ist spaltförmig, in dessen Grunde befindet sich die Mundöffnung mit kurzem Oesophagus, das Peristom führt meist schnappende Bewegungen aus; der After ist am Hinterende gelegen.

Der Körper ist mit kurzen gleichmäßigen Cilien bedeckt und bei mehreren Arten deutlich und regulär längsgestreift.

Der Hauptkern ist kugelig bis nierenförmig, der Nebenkern bläschenförmig. Die Zahl der kontraktilen Vakuolen ist verschieden.

Ich füge eine Tabelle nach Schaudinn hier an, nach welcher sich die einzelnen Arten leicht unterscheiden lassen. Genauer betrachten wir nur die zwei beim Menschen gefundenen Arten.

1. Peristom bis zum Aequator des Körpers oder weiter reichend, Schlund vorhanden . . . . . 2
   Peristom viel kürzer, Schlund fehlt . . . . . 3
2. 4 kontraktile Vakuolen, Kern nierenförmig, Cyste kugelig.
   **B. entozoon** Clap. Lachm.

1 kontraktile Vakuole, Kern kugelig, Cyste oval:
**B. minutum** Schaudinn.

3. 2 kontraktile Vakuolen . . . . . 4
1 kontraktile Vakuole, Kern oval, Cyste kugelig **B. duodeni** Stein.

4. Körpergestalt langgestreckt, spindel- oder walzenförmig:
**B. elongatum** Stein.
Körpergestalt oval . . . . . **B. coli** Stein.

### 1. Balantidium coli (Malmsten).

1857 Paramaecium coli Malmsten, in: Virchows Archiv. Vol. 12. p. 302.
1867 Balantidium coli Stein, Organismus der Infusorien. Abt. II. p. 320.
1879/86 Leuckart, Parasiten des Menschen. 2. Aufl Vol 1.
1908 Glaessner, Ueber Balantidienenteritis, in: Centralbl. Bakt. Orig. Vol. 47. p. 351.

Der Körper ist kurz-eiförmig, vorn kaum abgestutzt und mit einem sehr kurzen Peristom versehen; das letztere ist am Vorderende etwas nach rechts gelegen, ist trichterförmig und setzt sich in einen kurzen Schlund fort (Fig. 1169 A).

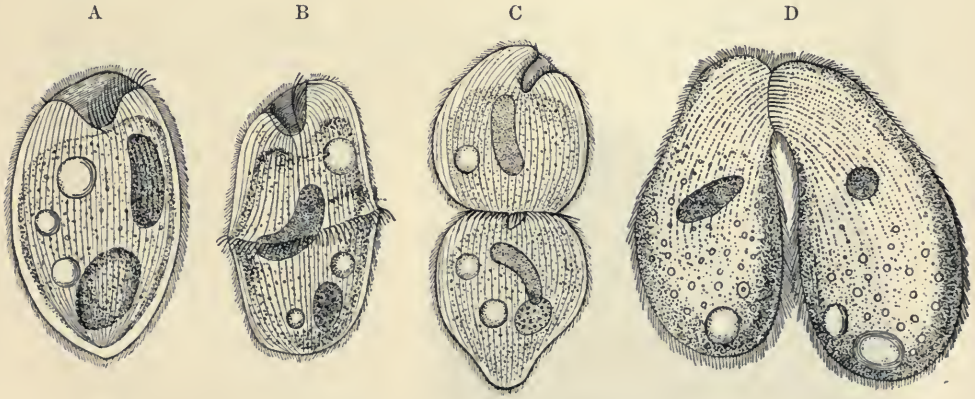



Fig. 1169 A—D. Balantidium coli. A Ausgewachsenes Individuum, rechts oben der Hauptkern, unten Nahrungspartikel. B u. C Teilungsstadien. D Konjugationsstadium. (Nach Leuckart.)

Ekto- und Entoplasma sind deutlich unterscheidbar. Der Körper ist vom Peristom zum Hinterende mit parallelen Streifen bedeckt.

Das Tier mißt 70–100 μ (nach Janowski auch bis 200 μ) in der Länge, 50—70 μ in der Breite.

Der Hauptkern ist bohnen- oder nierenförmig, dicht neben ihm liegt der Nebenkern.

Es sind 2 kontraktile Vakuolen vorhanden, welche auf der rechten Seite liegen. Der After ist nicht persistierend.

Im Plasma finden sich Tröpfchen von Fett und Schleim. Auch sind rote und weiße Blutkörperchen des Wirts dort beobachtet worden.

Die Vermehrung geht durch einfache Zweiteilung im freien Zustand vor sich (Fig. 1169 B u. C).

Konjugationszustände sind auch beobachtet worden (Fig. 1169 D), bieten aber nichts besonders Bemerkenswertes.

Die Dauercysten sind kugelig und mit einer festen Membran umgeben (Fig. 1170). In solchen gibt Brumpt ebenfalls Konjugationsvorgänge an (?). Er fand gemeinsame Encystierung zweier Individuen.

Wie Leuckart zuerst feststellte, kommt Balantidium coli außer im Menschen auch im Schwein vor. Das letztere scheint der normale Wirt des Infusors zu sein; es kommt im Colon, Blinddarm und Rectum vor, und zwar wird es da sehr regelmäßig und meist in großer Menge gefunden. So wenigstens in Deutschland, Frankreich, Italien, Schweden, Rußland usw.

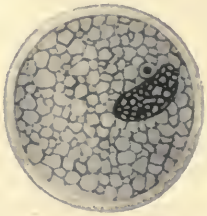


Fig. 1170. Cyste von Balantidium coli. (Halbschematisch nach Tafel von Hartmann.)

Dem Schwein aber schaden die Balantidien in keiner Weise, die Faeces sind beim Vorhandensein des Infusors in keiner Weise verändert.

Mit dem Kot der behafteten Schweine gehen zahlreiche Dauercysten ab, und man nimmt an, daß diese die Infektion neuer Schweine vermitteln, zumal die Schweine ja Koprophagen sind. Experimentell ist allerdings die Infektion bis jetzt nicht gelungen.

Da beim Menschen Balantidium coli nur bei pathologischen Zuständen, bei Diarrhöen und Darmkrankheiten gefunden wurde, nimmt man an, daß der Mensch sich nur gelegentlich durch Cysten mit dem Parasiten des Schweines infiziert, und zwar nur dann, wenn krankhafte Zustände seines Darms die Infektion begünstigen. In manchen Fällen bleibt die Einwirkung relativ harmlos und auf das Lumen des Darms beschränkt. In anderen vermögen aber die Balantidien nach Solowjew, Strong und Musgrave, Askanazy, Klimenko tief in die Darmwand vorzudringen und erzeugen dann bis in die Subserosa reichende Geschwüre (Fig. 1171). Es scheint demnach, daß wir hier mit Verhältnissen zu tun haben, welche an die Infektion mit Entamoeba coli erinnern (vgl. S. 679 und 685). Es scheint auch zur Ausbildung verschieden virulenter Rassen zu kommen.

Fig. 1171. Schnitt durch die Darmwand des Menschen bei Balantidien-Enteritis. *S* Serosa. *M* Muscularis. *B* Balantidien. (Nach Solowjew.)

Aehnlich wie Entamoeba coli ist auch Balantidium in der Lunge des Menschen gefunden worden.

Da das Balantidium des Schweines immer etwas größer ist, als dasjenige des Menschen, welches nur 60—70 μ in der Länge mißt, und die Infektion des Menschen durch Cysten des Parasiten aus dem Schwein nicht gelang, so vermuteten Grassi und Calandruccio,

daß es sich um zwei verschiedene Arten handle. Doch ist dies bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse nicht mit Sicherheit zu entscheiden.

Noc (C. R. Soc. Biol. Vol. 64. 1908. p. 870) fand Dysenterie, verursacht durch Balantidium coli, bei einem Macacus cynomolgus. Harlow Brooks (Proc. N. Y. Path. Soc. Vol. 3. 1903. p. 28) hat bei den Orang Utans des zoologischen Gartens in New York eine ebenfalls durch B. coli erzeugte Dysenterieepidemie beobachtet, bei welcher einige tödliche Fälle vorkamen. Nach Brumpt ist Balantidium von Macacus cynomolgus aufs Schwein übertragbar und umgekehrt.

Neue experimentelle Untersuchungen von Walker sprechen wiederum für die Gleichheit von Balantidium coli suis und hominis. Auf den Philippinen sind Schweine sehr regelmäßig mit Balantidium infiziert und scheiden vielfach Cysten aus. So werden diese Tiere zur ständigen Infektionsquelle für den Menschen. Balantidium aus Mensch und Schwein ließen sich per os und per anum auf Affen übertragen. Nur unter Umständen wurden die Affen von der Balantidieninfektion krank; denn nur manchmal dringen die Parasiten in die Darmwand ein. Das tun sie aus eigener Kraft, nicht etwa unterstützt durch Bakterien, wie Versuche ergaben. Ja in der Submucosa können die Balantidien bakterienfreie, sterile Abszesse erzeugen, ähnlich den Amöbenabszessen. Auch beim Menschen erzeugen die Balantidien nicht immer geschwürige Prozesse. Aber jeder von Balantidien infizierte Mensch ist stets der Gefahr ausgesetzt, daß die Infusorien plötzlich in die Schleimhaut einzudringen beginnen und zu dysenterischer Erkrankung führen (Walker 1913).

### 2. **Balantidium minutum** Schaudinn.

1899 Schaudinn, in: Centralbl. Bakt. Parasitenk. Vol. 25. p. 488.

Balantidium minutum ist kurz-birnförmig oder oval, im Querschnitt drehrund.

Die Länge des Körpers beträgt 20—32 μ, die Breite 14—20 μ, das Verhältnis also 3 : 2.

Das vordere Ende des Körpers ist leicht zugespitzt, das hintere breit und abgerundet (Fig. 1172). Das Peristom ist spaltförmig, vorn etwas breiter, hinten spitz zulaufend. Die Peristomrinne erstreckt sich nach rückwärts bis über die Mitte des Tieres hinaus. Der linke Rand des Peristoms ist in einen dreieckigen Lappen, ein Hypostom, erweitert.

Die sehr dünnen Körperwimpern sind sehr lang (bis 7—8 μ), eine Anordnung in Reihen ist nicht bemerkbar. Die adoralen Wimpern sind bedeutend länger und stärker als die Körpercilien und finden sich nur auf dem linken Peristomrand, auf dem rechten sieht man nur die gewöhnlichen Körpercilien.

Das Ektoplasma ist hyalin, das Entoplasma granuliert und vakuolisiert. Größere Nahrungskörper finden sich jedoch nicht.

Die Afteröffnung liegt am Hinterende, ist aber kein Dauergebilde.

Es ist nur eine, dorsal auf der linken Seite gelegene, kontraktile Vakuole vorhanden.

Der Hauptkern ist median gelegen, kugelig. Die ungefärbte Substanz in ihm ist netzig angeordnet, in den Knotenpunkten finden

sich Chromatinbrocken. Er hat einen Durchmesser von 6—7 μ., der Nebenkern ist sehr klein, Durchmesser nur 1 μ., und liegt dem Hauptkern dicht an.

Die Teilung geht genau wie bei den anderen Balantidien vor sich. Die Konjugation ist noch unbekannt.

Die Dauercysten sind oval.

Diese Art wurde wenige Male beim Menschen gefunden; das eine Mal mit Nyctotherus faba vergesellschaftet.

Aus dem Vorkommen im Stuhl bei Diarrhöen und nach Abführmitteln schließt man auf das Vorkommen der Art im Dünndarm oder gar Duodenum.

Fig. 1172.

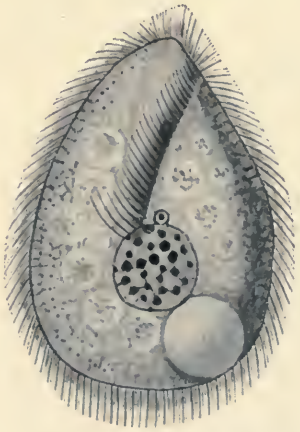


Fig. 1173.

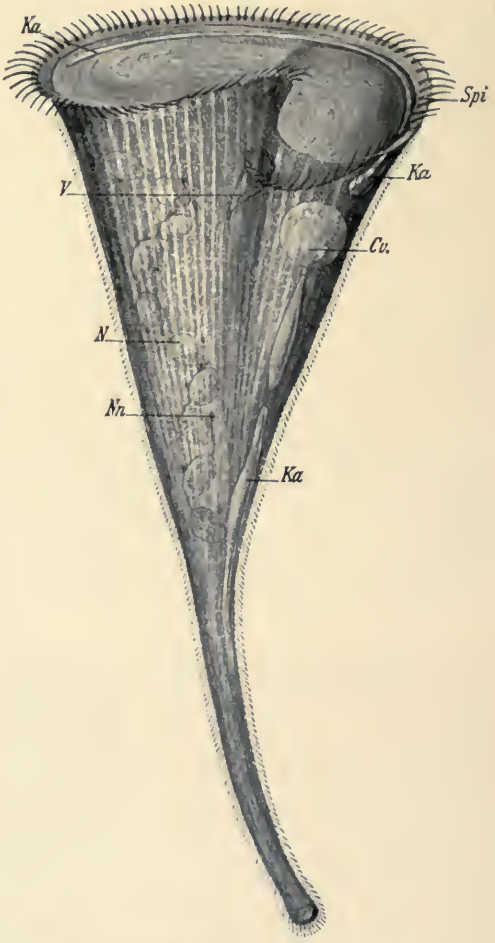



Fig. 1172. Balantidium minutum. (Kombiniert nach Schaudinn.)

Fig. 1173. Stentor coeruleus Ehrb. *N* Hauptkern. *Nn* Nebenkerne. *Spi* adorale Spirale. *V* Vestibulum. *Cv* kontraktile Vakuole. *Ka* zuleitende Kanäle. (Orig. nach dem lebenden Objekt.)

### 3. Familie: **Stentoridae** Stein.

Körper beutelförmig, oft trichterförmig. Adorale Spirale mächtig entwickelt, Peristom kurz, am Vorderende, Schlund röhrenförmig.

#### Gattung: **Stentor** Oken.

Körper ausgesprochen trichterförmig, mit dem stielartig verschmälerten Hinterende meist festsitzend. Das Peristom kurz, breit, das ganze Vorderende einnehmend. Adorale Spirale mehr als einen

ganzen Umfang beschreibend. Im festsitzenden Zustande bilden die Tiere manchmal eine Gallerthülle.

Im Süßwasser finden sich 7—8 Arten dieser Gattung, welche $^1/_2$—1 mm lang werden:

St. polymorphus Ehrenbg. (= St. viridis aut.). Oft mit Zoochlorellen infiziert. St. coeruleus Ehrenbg. mit bläulichem Pigment (Fig. 1173; Fig. 8, S. 19; Fig. 51, S. 43; Fig. 130, S. 124; Fig. 247 bis 250, S. 249 u. 251). Beides Arten mit rosenkranzförmigem Kern, Stentor Roeseli dagegen (Fig. 250, S. 251) hat einen ungegliederten wurstförmigen Kern.

Gattung: **Folliculina** Lamarck.

F. ampulla O. F. M., eine marine Form mit außerordentlich erweiterungsfähigem Peristomtrichter, bildet Gehäuse aus pseudochitiniger Substanz (Fig. 289, S. 308).

### 4. Familie: **Gyrocoridae** Stein.

Körper glockenförmig, Bewimperung zu den Oligotrichen überleitend.

Gattung: Gyrocoris Stein (Gyrocoris oxyura St. = Caenomorpha medusula Perty).

### 5. Familie: **Ctenostomidae** Lauterborn.

Gewisse Verwandtschaftsbeziehungen zu den Gyrocoriden (aber auch zu den Microthoracidae, S. 1119) zeigen einige eigenartige, sapropelisch (vgl. S. 319) lebende Gattungen von Infusorien, welche Lauterborn in dieser Familie zusammenfaßt. Körper seitlich komprimiert, asymmetrisch, meist mit stachelförmigen Fortsätzen. Bewimperung reduziert.

Gattungen: Discomorpha Lev. (Fig. 1174), Saprodinium Laut.

Fig. 1174. Discomorpha pectinata Levander. Rechte Körperseite. Vergr. ca. 650. (Nach Lauterborn.)

## III. Ordnung.

## **Oligotricha** Bütschli.

Die Oligotrichen besitzen eine linksgewundene adorale Spirale, welche derjenigen der Heterotrichen sehr ähnlich und meist fast oder ganz kreisförmig geschlossen ist. Von den letzteren unterscheiden sie sich jedoch durch den Mangel der allgemeinen Körperbewimperung, welche meist bedeutend rückgebildet ist. Die Oligotrichen sind kleine Formen von kugeliger, beutel- oder kegelförmiger Gestalt.

### 1. Familie: **Lieberkühnidae** Bütschli.

### 2. Familie: **Halteriidae** Claparède und Lachmann.

Kleine Formen mit rascher, vielfach hüpfender Bewegung, von kugeliger oder kegelförmiger Gestalt, mit unbewimpertem, vorgewölbtem Peristomfeld, geringer Körperbewimperung und öfter mit langen starren Borsten. Schlund kaum entwickelt.

Gattung: Halteria Duj. (Halteria grandinella [O. F. M.]).

### 3. Familie: **Tintinnidae** Claparède und Lachmann.

Kleine pelagisch lebende Formen mit Gehäusebildung, meist ausgesprochen kegelförmig mit stielartig verlängertem, kontraktilem Hinterrande. Adorale Zone meist vollkommen kreisförmig geschlossen. Der Rumpf mit vier spiralig vom Peristomsaum nach hinten verlaufenden Cilienreihen. Typische Konjugation beobachtet, daher sind die Angaben über „Schwärmsporenbildung“ (Mikro- und Makrogameten) mit Zweifel aufzunehmen und wahrscheinlich auf Parasitismus zurückzuführen.

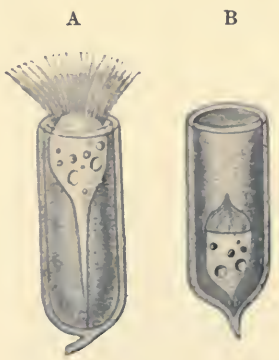



Fig. 1175 A u. B. Tintinnus Ehrenbergi C. u. L. A in ausgestrecktem, B in zurückgezogenem Zustand. (Nach S. Kent.)

Gattungen: Tintinnus Schranck em. Fol. Mit (pseudo-?)chitinöser Gehäusewandung ohne auffällige Struktur und Fremdkörpereinlagerung. Marin.

Tintinnidium Sav. Kent. mit Gallerthülle (T. fluviatile St. im Süßwasser, in größeren Wasserbecken).

Codonella Haeckel mit Fremdkörpergehäusen in Meer- und Süßwasser.

Cyttarocyclis Fol, Dictyocysta Ehrbg.

### 4. Familie: **Ophryoscolecidae** Stein.

In den Eingeweiden von Huftieren vorkommende Formen von oft bizarrer Gestalt. Starr, mit dicker Pellicula und retraktilem Peristom. Adorale Zone nahezu kreisförmig geschlossen, tief in die Peristomhöhle reichend. Hinterende vielfach mit eigenartigen Fortsätzen.

Gattung: **Entodinium** Stein.

**Entodinium caudatum** Stein.

1859 Stein, in: Abhandl. Kgl. böhm. Gesellsch. Vol. 10. p. 35—38.
1859 — in: Lotos, Zeitschr. f. Naturwissensch. Vol. 9. Prag. p. 2—5 u. 57—60.
1888 Schuberg, in: Zool. Jahrb. Abt. Syst. Vol. 3. p. 409.
1895 Eberlein, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 59. p. 268.

Die parasitischen Infusorien der Familie der Ophryoscolecina, zu welcher Entodinium gehört, haben einen fast nackten Körper und eine meist stark ausgebildete adorale Wimperspirale; dieselbe ist nahe-

zu kreisförmig geschlossen. Das Peristom ist retraktil. Das Peristomfeld wird von einem ziemlich hohen Saum umzogen, welcher durch besondere Vorrichtungen geeignet ist, bei der Retraktion des Peristoms über dasselbe zusammengezogen zu werden.

Bei Entodinium beschränken sich die Bewegungsorganellen auf die adorale Zone, am Körper fehlt eine Membranellenzone.

Entodinium caudatum ist vor allem durch seine charakteristische Gestalt ausgezeichnet. Es ist oval, nach hinten etwas verjüngt, und das Hinterende ist in drei stachelartige Fortsätze ausgezogen, von denen der eine die beiden anderen an Länge bedeutend übertrifft (Fig. 1176).

Der lange Schwanzfortsatz besitzt eine gewisse Beweglichkeit und soll, nach Eberlein, als Steuer dienen. Ihm zur Seite befindet sich eine scharf ausgeprägte Vertiefung.

Die Körperoberfläche ist glatt, nicht gestreift.

Ekto- und Entoplasma sind deutlich unterschieden, außerdem zwischen ihnen eine Grenzzone. Das Entoplasma wird von lebhaften Strömungen bewegt.

Vom Peristom aus senkt sich ein weiter, trichterförmiger Schlund in das Innere des Tieres (Fig. 1176 *schl*). Die kontraktile Vakuole liegt nahe dem Vorderende (Fig. 1176 *cv*), der Kern ist bohnenförmig, ihm liegt der Nebenkern dicht an. Die Länge des Tieres beträgt ohne Schwanzfortsatz 90 bis 120 μ, die Breite 60—70 μ.

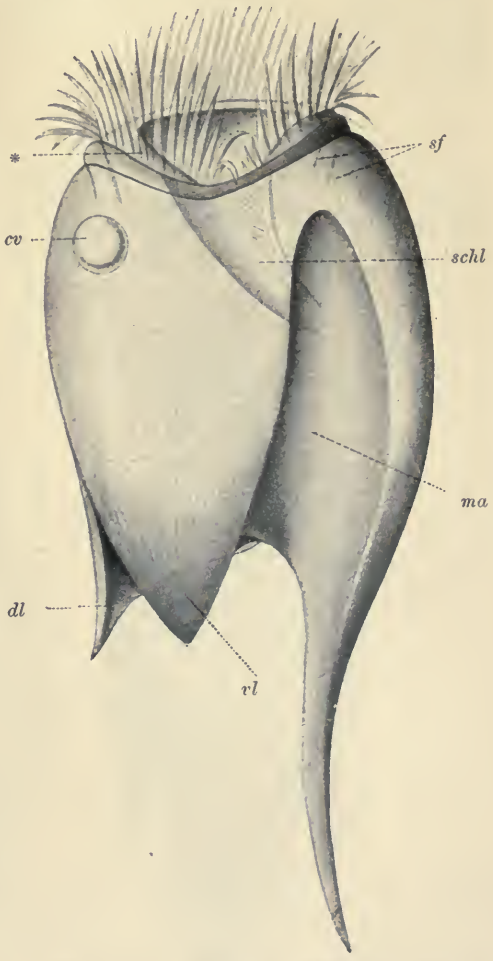



Fig. 1176. Entodinium caudatum. *vl* ventraler, *dl* dorsaler Lappen, *ma* muschelförmige Aushöhlung, *cv* kontraktile Vakuole, *schl* Schlund, *sf* Spiralfalte, * Stelle, wo die Membranellenreihe beginnt. (Nach Schuberg.)

Die Fortpflanzung erfolgt durch Querteilung. Konjugation ist bisher noch nicht festgestellt worden.

Das Tier nährt sich von Pflanzenfasern, von denen Stücke und Reste sich in seinem Entoplasma finden. — Es bewegt sich schnell und elegant, wobei ihm der große Schwanzfortsatz, wie erwähnt, als Steuer dient.

Die Art kommt im Magen der Wiederkäuer vor (vgl. S. 1137). Nahe verwandt sind die Arten Entodinium bursa Stein, E. dentatum Stein, E. rostratum Fiorentini, E. minimum Schuberg (s. Eberlein, a. a. O. p. 246 ff.).

Die nahestehende Gattung Diplodinium Schuberg, mit einer ganzen Reihe von Arten, ist durch den Besitz eines zweiten Membranellenkranzes hinter der adoralen Spirale ausgezeichnet. Sie leitet über zur nächsten

### Gattung: **Ophryoscolex** Stein.

Diese Gattung enthält ziemlich große Formen von länglich-ovaler Form, welche etwas abgeplattet sind. Das Hinterteil des Körpers ist in einen Fortsatz ausgezogen, welcher meist von drei Wirteln von spitzen Lappen umgeben ist, welche wiederum dreizähnig sein können.

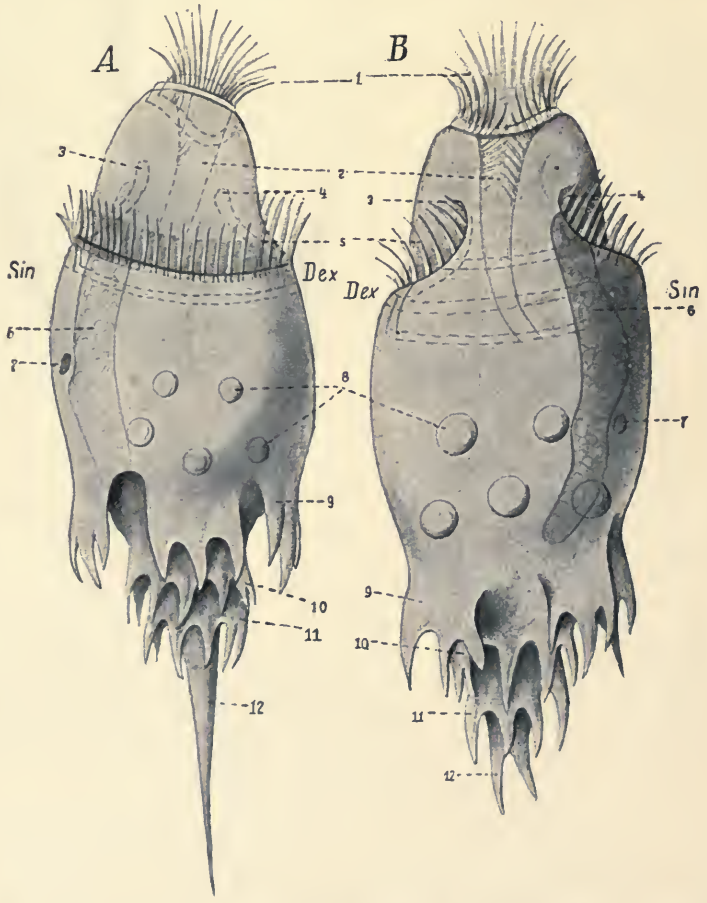



Fig. 1177 A u. B. A Ophryoscolex caudatus von der Dorsalseite. B Ophryoscolex Purkinjei von der Bauchseite. *Dex* rechte, *Sin* linke Körperseite. *1* adorale Membranellenzone. *2* Peristomeinsenkung. *3, 4* die beiden Enden der zweiten Membranellenzone. *5, 6* Hauptkern. *7* Nebenkern. *8* kontraktile Vakuolen. *9—11* erster bis dritter Stachelkranz. *12* Schwanzanhang. (Nach Eberlein aus Lang.)

Außer der adoralen Zone ist ein zweiter Gürtel von Membranellen vorhanden, welcher in einigem Abstand hinter der adoralen Zone liegt und etwa $^4/_5$ des Körpers umgreift (Fig. 1177).

Es sind zwei oder mehr kontraktile Vakuolen vorhanden.

Ein länglicher Hauptkern erstreckt sich einer Seite des Tieres entlang, neben ihm liegt ein Nebenkern.

### **Ophryoscolex caudatus** Eberlein.

1895 Eberlein, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 59. p. 247.

Diese Art besitzt eine länglich-eiförmige Gestalt, das Hinterende ist in einen langen Fortsatz ausgezogen, vor diesem wird der Körper von drei Reihen von Stacheln umzogen (Fig. 1177 A). Der Körper ist starr und formbeständig; er ist von einem festen Panzer umhüllt, dessen Härte durch die Einlagerung von Kieselsäureanhydrid bedingt ist.

Ekto- und Entoplasma sind durch eine Zwischenschicht getrennt.

Der Hauptkern ist groß, wurstförmig, der Nebenkern liegt dicht neben ihm (Fig. 1177 A *6* u. *7*). Im mittleren Teil des Körpers liegen mehrere kontraktile Vakuolen.

Die Länge des Tieres beträgt 200—230 μ, die Breite 30—90 μ. Das Tier bewegt sich rasch unter gleichzeitiger Rotation.

Es kommt am häufigsten im Pansen des Schafes vor (vgl. S. 1137).

Fast nur durch den Bau des Hinterendes unterscheiden sich einige andere Arten der Gattung: Ophryoscolex inermis Stein, O. Purkinjei Stein (Fig. 1177 B) (vgl. Eberlein, a. a. O.).

## Gattung: **Cycloposthium** Bundle.

### **Cycloposthium bipalmatum** (Fiorentini).

1890 Entodinium bipalmatum Fiorentini, in: Intorno ai Protisti dell' intestino degli equini. Pavia.

1895 Cycloposthium bipalmatum Bundle, in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Vol. 60. p. 288.

Dies Infusor ist von langgestreckter Gestalt, etwas dorsoventral abgeplattet, manchmal fast dreikantig. Die eine Kante wird von einer Leiste gebildet (Fig. 1178). Die Leiste verläuft nach hinten in einen Spalt, welcher von zwei verschieden langen, dünnen Platten der Körpersubstanz gebildet wird.

Der Körper ist sehr formbeständig und von einer starren Hülle umgeben. Der Körper ist von Cilien frei, mit Ausnahme der adoralen Zone und zweier Stellen am Hinterende.

Das Peristom ist kreisförmig; es ist rückziehbar. Die Zone, welche es umgibt, besteht aus 24 Cilien (wohl richtiger Membranellen). Die Peristomscheibe erhebt sich bei ausgestülptem Peristom in Form eines stumpfen Kegels. Der Schlund ist kurz und breit.

Außerdem befindet sich am Hinterende des Tieres auf jeder Seite ein eigentümliches Bewegungsorgan. Es sind die sog. Caudalia (Fig. 1178 *cd*). Sie bestehen aus einem röhrenförmigen Stück, aus dem das eigentliche Bewegungsorgan in Form eines Büschels von schlanken Membranellen hervorragt.

Ekto- und Entoplasma sind durch eine Grenzschicht getrennt.

Der langgestreckte Hauptkern ist hakenförmig und beherbergt in einem Ausschnitt, der ungefähr in der Mitte seiner Länge liegt, den kleinen Nebenkern.

Die kontraktilen Vakuolen, in der Zahl von 6 vorhanden, liegen neben dem Hauptkern in einer Längsreihe.

Die Länge des Tieres beträgt 80—190 μ, die Breite 30—85 μ, Querteilung des Tieres ist bekannt, Konjugation nicht.

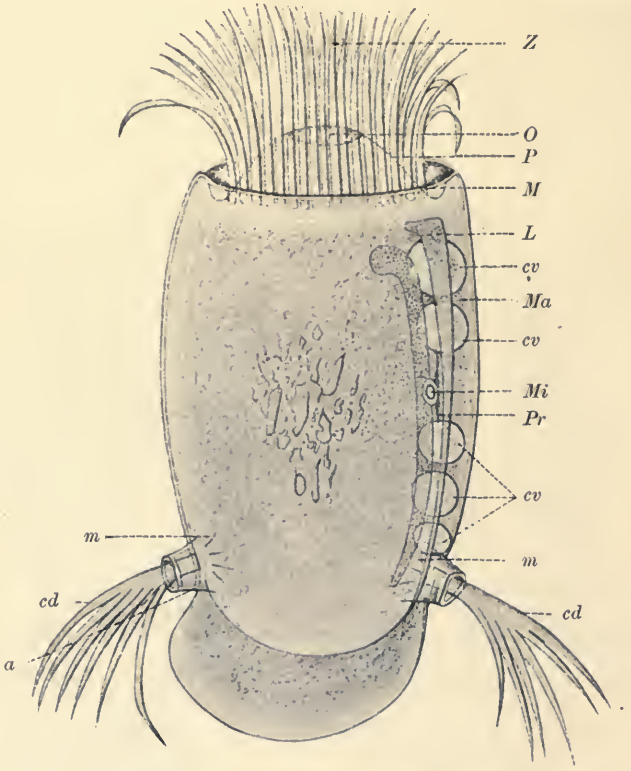



Fig. 1178. Cycloposthium bipalmatum. *a* Stelle der Aftermündung, *cd* Kaudalanhänge, *cv* kontraktile Vakuole, *L* Leisten, *M* Peristomrand, *m* Myophane in Verbindung mit den Kaudalmembranellen, *Ma* Hauptkern, *Mi* Nebenkern, *O* Mundöffnung, *P* Peristom, *Pr* Protoplasmaverdichtung in der Umgebung des Nebenkerns, *Z* Membranellen der adoralen Zone. (Nach Bundle.)

Die Bewegung von Cycloposthium ist eine mäßig schnelle; die Caudalia sollen bei ihr die Hauptrolle spielen.

Die Art kommt mit einer ganzen Anzahl von Verwandten und anderen Formen im Coecum des Pferdes vor.

Cycloposthium nährt sich von Pflanzenteilen, in seinem Körper findet sich Paraglykogen.

Man vergleiche auch die folgenden allgemeinen Bemerkungen.

## Lebensverhältnisse der im Wiederkäuermagen und Equidendarm vorkommenden parasitischen Infusorien.

In dem Pansen und Netzmagen der Wiederkäuer kommen eine Anzahl von Infusorienarten vor, von denen wir einige der charakteristischsten Formen im vorhergehenden angeführt haben (S. 1117, 1122, 1132, 1134 und 1135). Diese finden sich also in denjenigen Teilen des Darmtraktus ihrer Wirte, in denen die Celluloseverdauung eingeleitet wird, in denen das pflanzliche Futter derselben eine Art von Gärungsprozeß durchmacht. Bei den Pferden finden sie in dem Blinddarm ähnliche Verhältnisse.

Sie sind ganz allgemein verbreitet, und zwar bevölkern sie den Darm in ungeheuren Mengen. Wenn auch die früheren Berechnungen, daß die Infusorien $^1/_5$ des Gesamtinhalts der betreffenden Darmabteilungen ausmachen sollten, sich als unrichtig herausgestellt haben, so ist ihre Quantität immerhin doch eine sehr erhebliche.

Bei den Wiederkäuern kann man sie sogar in jeder Portion Nahrung, welche wiedergekäut wird, in Mengen antreffen.

Im Omasus und Abomasus der Wiederkäuer und in den hinteren Darmabteilungen des Pferdes trifft man die betreffenden Arten ebenfalls an, aber dann stets in abgestorbenem Zustande.

Sie ernähren sich, wie die Untersuchung ihres Körpers ohne weiteres lehrt, meist von den pflanzlichen Partikeln, welche sich im Darm finden; doch fressen sie auch Bakterien und eventuell sich untereinander.

Es läge also am nächsten, sie als gewöhnliche Kommensalen zu betrachten, wenn nicht einige Gründe schon in früher Zeit zu einer anderen Auslegung ihres physiologischen Verhältnisses zu ihren Wirten verleitet hätten. Es war dies 1) ihre ungeheure Anzahl, welche den Anlaß zu einer falschen Berechnung ihrer Masse gab, 2) der Umstand, daß sie trotz so großer Mengen ihren Wirten nicht das geringste Unbehagen zu verursachen scheinen, 3) der Umstand, daß sie in den hinteren Darmregionen in abgestorbenem Zustand gefunden werden, 4) daß sie fast ausschließlich aus Fibrin und Albumin bestehen und Paraglykogen enthalten usw.

So kam man dazu, zu vermuten, daß sie zu ihren Wirten in einem Verhältnis der Symbiose stünden. Man dachte sie entweder als Eiweißquellen oder als Gehilfen bei der Celluloseverdauung wirksam.

Es ist gewiß zuzugeben, daß sie ihren Wirten in dieser Weise einigen Nutzen bringen können; derselbe ist aber minimal und wohl nur ein zufälliger. Jedenfalls ist es am wahrscheinlichsten, daß sie nur gewöhnliche Kommensalen sind. Doch kann man die sehr schwierigen Forschungen über diesen Gegenstand noch nicht als abgeschlossen betrachten.

Rätselhaft ist bis jetzt noch die Art der Infektion. Die angestellten Versuche ergaben, daß die Infusorien aus dem Futter — Grünfutter, Heu oder sonstige Pflanzennahrung — stammen müssen. Bei Milchfütterung treten sie nicht auf, wie sie denn auch bei noch saugenden jungen Tieren fehlen. Wahrscheinlich geschieht die Infektion durch Cysten; diese sind aber noch unbekannt. Jedenfalls sind die Dauerformen sehr widerstandsfähig, da man das Futter sehr lange kochen muß, um die Infektion auszuschließen.

Bei Equiden und Wiederkäuern kommen ganz verschiedene Gattungen und Arten vor; doch scheinen unseren einheimischen Wiederkäuern sämtliche Arten gemeinsam zu sein, auch findet man die nämlichen Formen in den bei uns in den zoologischen Gärten gezüchteten ausländischen Wiederkäuern. Es wäre von Interesse, in überseeischen Ländern die Huftiere auf ähnliche Infusorien zu untersuchen.

Bisher wurden sie nur in Mitteleuropa, da aber ganz regelmäßig und in allgemeinster Verbreitung gefunden.

Die bizarren Formen zahlreicher der Arten erheischen ein besonderes Interesse, wenn wir sie mit den Hypermastiginen, den unter ähnlichen Verhältnissen bei niederen Insekten vorkommenden Flagellaten vergleichen (s. S. 606).

## IV. Ordnung.

## **Hypotricha** Stein.

Die Hypotrichen zeigen unter den Infusorien die am meisten einseitig differenzierten Bewimperungstypen. Zu ihnen gehören fast auschließlich stark abgeplattete Formen, welche fast nur an der Bauchseite bewimpert sind. Sie sind von den erwähnten ähnlich gebauten Formen der Holotrichen vor allem durch den Besitz der linksgewundenen adoralen Spirale, welche aus kräftigen Membranellen besteht, unterschieden. Der Mundapparat mit seinen undulierenden Membranen und die Peristombewimperung zeigen meist recht komplizierten Bau und Anordnung. Das meist dreieckige Peristomfeld liegt ganz oder fast ganz in einer Ebene mit der Bauchseite.

Zum Unterschied von den abgeflachten Formen unter den Holotrichen kommt bei den Hypotrichen nur selten eine gleichmäßige, aus Reihen kurzer Cilien bestehende Bauchbewimperung vor. Meist finden sich sehr charakteristische Gruppen von langen, kräftigen Cirren (Bezeichnung vgl. Fig. 1179 u. 1181), welche die Arten zum Forthebeln auf der Unterlage und zu Sprüngen befähigen. Sehr große Cirren mit rundem oder elliptischem Querschnitt werden als Griffel bezeichnet.

Auf der Rückenseite finden sich keine der Fortbewegung dienende Wimpergebilde, sondern lange, dünne Tastborsten, welche mit großen Abständen in Reihen angeordnet sind.

### 1. Familie: **Peritromidae** Stein.

Marine Formen mit primitiven Merkmalen, indem das Peristom vom Stirnfeld undeutlich abgegrenzt und die Bauchseite mit gleichmäßigen feinen Wimpern bedeckt ist; Cirren fehlen noch.

Gattung: Peritromus Stein (P. Emmae Stein).

### 2. Familie: **Oxytrichidae** Ehrenberg.

Formen mit deutlich abgegrenztem Stirnfeld. Cirren wohlausgebildet, doch in sehr wechselnder Form, Größe, Zahl und Anordnung, welche jeweils für Gattungen und Arten charakteristische Merkmale abgeben. Kontraktile Vakuole und Makronucleus linksseitig.

Formenreiche Familie, deren Gattungen in der Regel in 3 Unterfamilien gruppiert werden.

Gattung: Urostyla Ehrenberg (U. grandis Ehrbg.).

## Gattung: **Kerona** Ehrbg.

**Kerona pediculus** (O. F. Müller).

Vgl. auch Bütschli, Protozoa. in: Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Vol. 1. 1887—89. p. 1742.

Diese einzige „parasitische" Hypotrichenform ist ein Ektokommensale, welcher auf Hydren vorkommt. Sie ist in keiner Weise an den Parasitismus erheblich angepaßt.

Onychodromus Stein (O. grandis Stein).
Gastrostyla Engelmann (G. Steinii Engelm.).
Oxytricha Ehrbg. (O. fallax Stein).

## Gattung: **Stylonychia** Stein.

Häufige Formen, als charakteristische Typen der Ordnung oft beschrieben. Länglich-oval mit einem dreieckigen Peristom, welches den Vorderteil des Körpers zur Hälfte einnimmt. 8 Stirncirren, 5 Bauchcirren, 5 Aftercirren und in der Regel 3 ansehnliche Schwanzborsten sind vorhanden.

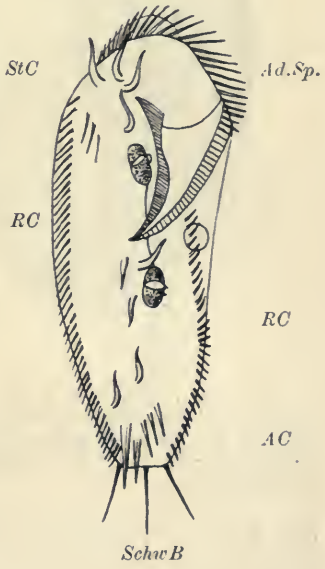



Fig. 1179. Schematische Darstellung von Stylonychia mytilus. *Ad.Sp.* adorale Spirale. *RC* Randcirren. *StC* Stirncirren. *AC* Aftercirren (die 5 vor den 3 Schwanzborsten). *SchwB.* Schwanzborsten. Das Peristom nimmt die linke Hälfte des Vorderteils des Infusors ein (auf der Figur rechte Hälfte, weil das Tier von der Bauchseite dargestellt ist). Die rechte Hälfte (die Fläche zwischen dem rechten Peristomrand und dem rechten Seitenrand des Tieres) heißt das Stirnfeld. Die auf der Bauchfläche hinter dem Peristom zwischen den beiden Reihen der Randcirren sichtbaren Cirren heißen Bauchcirren. (Nach Blochmann.)

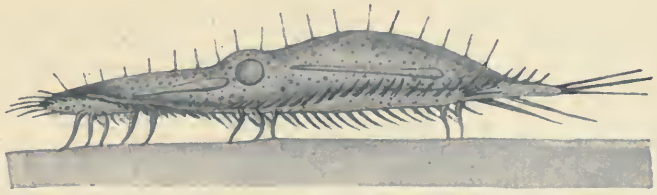


Fig. 1180. Stylonychia mytilus, auf einer Unterlage kriechend. (Nach Bütschli.)

St. mytilus Ehrbg., Länge 100—300 μ (Fig. 1179 und 1180), St. histrio Ehrbg., St. pustulata Ehrbg., beide letzteren nur 100—150 μ lang.

### 3. Familie: **Euplotidae** Ehrenberg.

Formen mit sehr reduzierter Bewimperung, Randreihen sehr zurückgebildet oder fehlend, stets mehrere Aftercirren. Kontraktile Vakuole an der rechten Seite des Körpers, Makronucleus linksseitig.

Gattungen: Euplotes Stein (E. Charon Ehrbg., E. patella Ehrbg., E. harpa, Fig. 1181 u. Fig. 57, S. 49; Fig. 141, S. 147), Süßwasser.

Uronychia Stein. Marin.

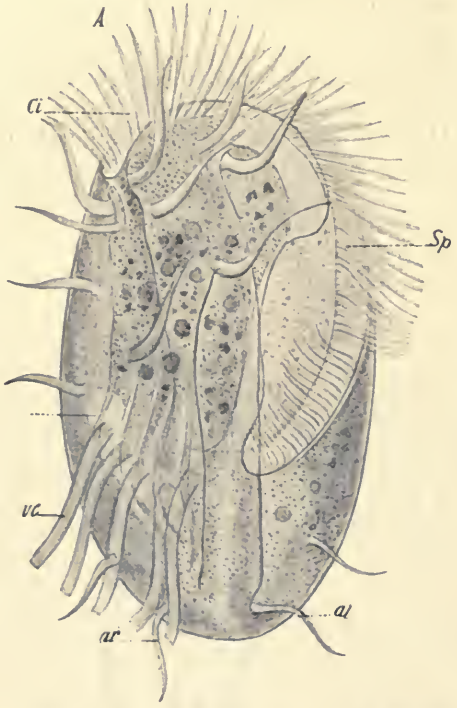



Fig. 1181. Euplotes harpa. *Sp* adorale Spirale. *Ci* Stirncirren (der Strich ist nicht ganz bis zu der einen Stirncirre durchgeführt). *Vc* Bauchcirren. *ar, al* Aftercirren. (Nach Wallengren.)

### 4. Familie: **Aspidiscidae** Stein.

Klein, mit vollständig fehlenden Randcirren, sehr schmalem Peristom und sehr verkürzter adoraler Zone.

Gattung: Aspidisca Ehrbg.

## V. Ordnung.

## **Peritricha** Stein.

Die Peritrichen besitzen eine rechtsgewundene adorale Spirale. Außer ihr findet sich am Körper höchstens ein am hinteren Ende des Körpers diesen umziehender Wimperring. Ein solcher kommt nur bei den wenigen freilebenden Formen der Gruppe vor, während die festgewachsenen Formen ihn nur zeitweilig bilden, wenn sie sich loslösen und vorübergehend frei schwimmen (vgl. S. 253).

Die adorale Spirale, aus zwei Reihen von Cilien bestehend, umgibt die sogenannte Peristomscheibe, welche von einer wulstartigen Verdickung des Körperrandes umgeben wird, dem Peristomrand, der sich über sie zusammenschlagen kann. Die adorale Spirale verläuft schief in die Tiefe des Körpers hinab, auf den Grund einer trichterförmigen Einsenkung, des Vestibulums. Dabei setzt sich die äußere Cilienreihe in eine undulierende Membran fort, deren Rand, aus dem Vestibulum hervorragend, wie eine Borste aussieht. In das Vestibulum münden After und Reservoir der kontraktilen Vakuole (vgl. S. 65 u. Fig. 86); am Grund des Vestibulums öffnet sich die Mundöffnung in den oft langen Schlund.

In dieser Ordnung enthält die Familie der Vorticellidae in ihren beiden Unterfamilien, den Urceolarinae und den Vorticellinae, einige

Parasiten. Diese sind fast ausschließlich Ektokommensalen; einzelne Formen gehen jedoch unter Umständen zum Entokommensalismus über und können auch auf ihre Wirte eine pathogene Wirkung ausüben.

### 1. Familie: **Spirochonidae** Stein.

Eigenartige Formen mit offenbar durch den Ektokommensalismus abgeänderter Organisation. Körper nicht kontraktil, am Vorderende mit eigenartig gefaltetem Membrantrichter versehen, welcher an der Innenseite mit einer Zone zarter Wimpern besetzt ist. Fortpflanzung durch Knospung.

Gattungen: Spirochona Stein: Sp. gemmipara Stein mit spiral aufgerolltem Membrantrichter, auf den Kiemenplatten von Gammarus pulex (Fig. 1183, vgl. auch Fig. 149, S. 154, u. Fig. 238, S. 235).

Fig. 1182.

Fig. 1183.

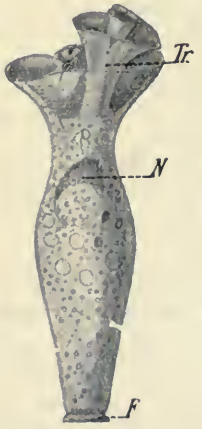



Fig. 1182. Epistylis umbellaria. Teil einer in „knospenförmiger Konjugation" begriffenen Kolonie. *r* die durch Teilung entstandenen Mikrogameten, *k* Mikrogameten in Konjugation mit einem Makrogameten. (Nach Greeff.)

Fig. 1183. Spirochona gemmipara St. *Tr* Trichter. *N* Hauptkern. *F* Fußscheibe. (Nach R. Hertwig.)

Kentrochona Keuten mit eigenartigen Fortsätzen des Membrantrichters, Kentrochonopsis Doflein mit multipler Knospung, beide letzteren auf den Kiemenplatten von Nebalia Geoffroyi.

### 2. Familie: **Licnophoridae** Bütschli.

Eigenartige Formen mit stielartigem Hinterende und Saugscheibe an demselben, am Vorderende eine wohlausgebildete adorale Spirale. Saugscheibe mit glattem Haftring und hinterem Cilienkranz.

Gattung: Licnophora Claparède, marine, ektokommensale Formen auf Medusen, Mollusken, Würmern, Echinodermen. Entokommensal in der Wasserlunge von Holothurien.

Wichtig als morphologische Uebergangsform zu Vorticelliden.

### 3. Familie: **Vorticellidae** Ehrenberg.

Meist festsitzende oder auf einer Unterlage kriechende Formen, vielfach koloniebildend. Mit oder ohne hinteren Wimperkranz; wenn er fehlt — das ist bei festgewachsenen Formen der Fall — so wird er beim Uebergehen in den freischwimmenden Zustand ausgebildet (vgl. S. 1140).

Angaben über die Teilung finden sich S. 162, über die anisogame Konjugation S. 207.

Die sehr zahlreichen Formen dieser Familie werden in 3 Unterfamilien geteilt.

#### 1. Unterfamilie: **Urceolarinae** Stein.

Frei bewegliche, ungestielte Formen mit kreiselförmigem Körper, hinterer Wimperkranz dauernd vorhanden; er umschließt die Haftscheibe, welche mit einem pellicularen Haftring versehen ist.

Eine ziemlich große Zahl nahe verwandter Formen kommt als Ektokommensalen auf sehr zahlreichen Tieren des Süß- und Seewassers vor, auf Hydren, Spongien, Planarien, anderen Würmern, Mollusken, Echinodermen, Fischen, Amphibienlarven.

##### Gattung: **Trichodina** Ehrenberg.

Der Haftring ist aus zahlreichen Stücken gebildet, die dütenförmig ineinander stecken. T. pediculus Ehrbg. auf Hydraarten (Fig. 1184), T. Steinii Clap. u. L. auf Planarien.

##### Gattung: **Cyclochaeta** Jackson.

**Cyclochaeta Domerguei** Wallengren.

1895 Wallengren, in: Fysiografiska Sällskapets Handlingar. Vol. 8. 1897.
1897 —, in: Acta Universitatis Lundensis. Vol. 33.

Diese Art steht der verwandten Trichodina pediculus Ehrbg. (Fig. 1184) sehr nahe, unterscheidet sich jedoch von ihr durch das Gattungsmerkmal, daß sie über dem hinteren Cilienkranz einen Kranz von steifen Cirren besitzt.

Es sind kleine Tiere von kurz-zylindrischer Gestalt, im kontrahierten Zustand ist das sogenannte Vorderende gewöhnlich gewölbt. Dies Vorderende ist von der adoralen Spirale umzogen, welche sich seitlich zum Vestibulum niedersenkt. In diesem vereinigen sich die Membranellen der Zone zu einer undulierenden Membran.

Das sogenannte Hinterende ist ebenfalls von einem Kranz von Membranellen umgeben; nach außen schließt sich der erwähnte Kranz von Cirren an diese an, und der Rand des hinteren Endes wird von dem sogenannten Velum gebildet. Es ist dies eine lamellenartige Verbreiterung des Randes.

Dies Hinterende wird auch als Saugscheibe bezeichnet, weil mit ihm die Urceolarinae an der Unterlage festhaften. Gegen die Mitte der Scheibe, von dem Membranellenkranz aus, ist die Scheibe fein radiär gestreift; es ist das sogenannte Ringband, welches aus zahlreichen Lamellen gebildet wird. Innerhalb von diesem liegt der Haftring, eine pelliculare Bildung, welche aus zahlreichen tütenförmig ineinander steckenden Stücken besteht.

Ekto- und Entoplasma sind deutlich unterschieden. Der Hauptkern ist band- oder wurstförmig, der einzige Nebenkern mäßig groß.

Die Tiere messen gewöhnlich in Höhe und Breite um 50 μ.

Die Vermehrung findet durch gewöhnliche Teilung statt. Konjugation und Cystenbildung sind unbekannt.

Die Art kommt auf zahlreichen Süßwasserfischen vor, wo sie mit der Haftscheibe auf der Unterlage sich anheftet. Nach manchen Angaben verläßt sie aber nicht selten ihre Wirte, um frei im Wasser umherzuschwimmen. Ich konnte dies an den auf der Haut von Forellen gefundenen Exemplaren nicht bestätigen, solche starben im freien Wasser sehr bald ab. Es mag dies aber nur der Fall sein, wenn sie tief im Schleim der Haut gesessen haben.

Außer auf der Haut kommen sie besonders häufig auf den Kiemen der Fische vor. Ja, sie dringen bisweilen in ihre Harnblasen und Seitenkanäle ein. Ihr Vorkommen in Darm und Leibeshöhle ist nicht ganz sichergestellt.

Wenn sie auf der Haut massenhaft vorkommen, rufen sie sehr starke Schleimausscheidung und, wie es scheint, auch Zellwucherung hervor. Es bilden sich Hautverdickungen, welche ausschließlich aus Epithelzellen bestehen. Die Parasiten geraten dabei aber nicht zwischen die Zellen, sondern sitzen stets der Oberfläche auf (Fig. 1185).

Fischbrut kann von ihnen getötet werden.

Fig. 1185.

Fig. 1184.

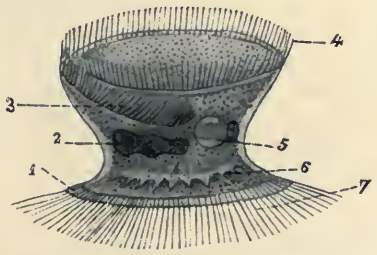



Fig. 1184. Trichodina pediculus. Ansicht von der Seite des Vestibulums. *1* Velum, *2* Hauptkern, *3* Teil der adoralen Zone (*4*), welcher zum Vestibulum herunterstеigt, *5* kontraktile Vakuole, *6* Haftring, *7* hinterer Membranellenkranz. (Frei nach Bütschli aus Lang.)

Fig. 1185. Hautstück einer Forelle, gewuchert, mit 2 Exemplaren von Cyclochaeta Domerguei. Nach einem Schnitt. (Orig.)

## 2. Unterfamilie: **Vorticellinae** Bütschli.

Bei den Vorticellinen tritt der hintere Wimperkranz nur mehr bei der Loslösung von der Unterlage vorübergehend auf; denn die Gattungen sind fast alle festgeheftet. Um die adorale Zone ist ein ringförmiger Wulst ausgebildet, der Peristomsaum, welcher bei der Kontraktion über dem Peristom und der adoralen Zone wie ein Sphinkter zusammengeklappt werden kann. Der Peristomsaum ist nach innen durch eine Rinne abgegrenzt, von welcher aus adorale

Zone und Peristom in Form einer Scheibe oder Kuppe (Discus oder Wimperscheibe) in ausgestrecktem Zustand mehr oder weniger hoch sich über den Peristomsaum erheben können. Einige primitive Formen sind nicht festgeheftet und besitzen keine Gehäuse (Scyphidia Lachmann, Gerda Clap. u. Lachm.). Sonst sind alle Formen durch kontraktile oder starre Stiele oder durch Gehäusebildung ausgezeichnet. Wir unterscheiden außer den primitiven Scyphidinen 4 Legionen.

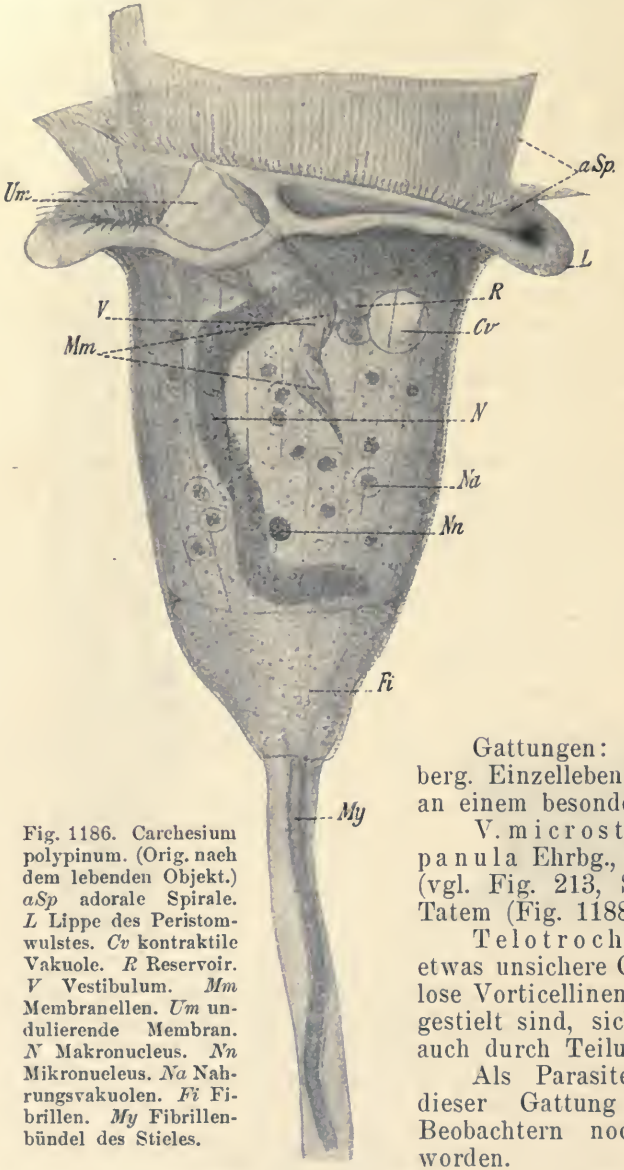



Fig. 1186. Carchesium polypinum. (Orig. nach dem lebenden Objekt.) *aSp* adorale Spirale. *L* Lippe des Peristomwulstes. *Cv* kontraktile Vakuole. *R* Reservoir. *V* Vestibulum. *Mm* Membranellen. *Um* undulierende Membran. *N* Makronucleus. *Nn* Mikronucleus. *Na* Nahrungsvakuolen. *Fi* Fibrillen. *My* Fibrillenbündel des Stieles.

1. Legion.

**Contractilia**
Bütschli.

Formen mit kontraktilem Stielfaden (vgl. hierzu S. 50).

Gattungen: Vorticella Ehrenberg. Einzellebende Formen, jedes Tier an einem besonderen Stiel.

V. microstoma Ehrbg., V. campanula Ehrbg., V. nebulifera Ehrbg. (vgl. Fig. 213, S. 208), V. monilata Tatem (Fig. 1188).

Telotrochidium Kent. Diese etwas unsichere Gattung enthält stiellose Vorticellinen, welche dauernd ungestielt sind, sich in diesem Zustand auch durch Teilung vermehren.

Als Parasiten sind Angehörige dieser Gattung von zuverlässigen Beobachtern noch nicht bezeichnet worden.

Jedoch veröffentlicht Lindner schon seit fast 20 Jahren unablässig Arbeiten, in denen er das Vorkommen von stiellosen Vorticellen bei allen möglichen Krankheiten, auch des Menschen, behauptet. Die mangelhaften Methoden dieses Autors und die anhaltende Unkenntnis desselben in bezug auf die moderne Protozoenliteratur machen seine Schriften undiskutabel. Braun (in: Die tierischen Parasiten des Menschen. 1895) hat seine Leistungen bereits hinreichend charakterisiert.

Sie wurden an dieser Stelle nur der Vollständigkeit wegen, und um Anfänger zu warnen, angeführt.

Carchesium Ehrenbg.

Sehr kontraktile Formen, sowohl Körper als auch baumartig verästelte Stiele kontraktil; Kolonien bildend, deren jede einen bei den großen Kolonien langen Hauptstiel besitzt; die sekundären Stiele sind meist sehr regelmäßig dichotom verästelt, die Muskelfäden hängen aber untereinander nicht zusammen, da bei der Teilung das eine Tier den Muskelfaden fortsetzt, während das andere einen neuen bildet. Es kann daher ein Teil der Kolonie bisweilen sich kontrahieren, ohne daß die ganze Kolonie sich beteiligt.

C. polypinum Ehrbg. bildet oft zentimetergroße Kolonien, welche im Süßwasser Pflanzen, Steine, Balken etc. überziehen (Fig. 1186, 1187 u. 1189, vgl. auch Fig. 115, S. 98, Fig. 160, S. 161).

Fig. 1188.

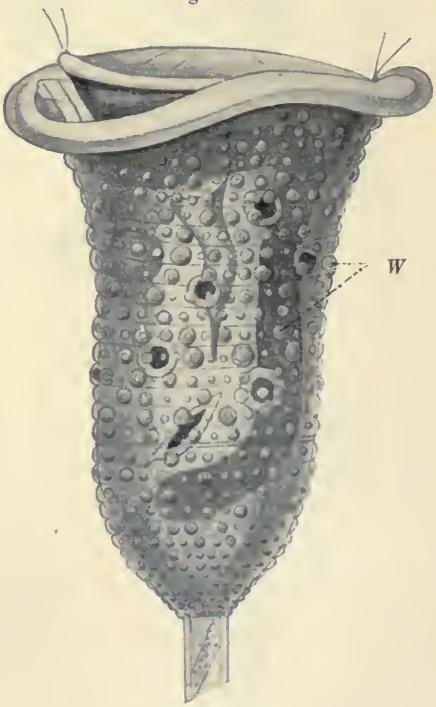



Fig. 1187.

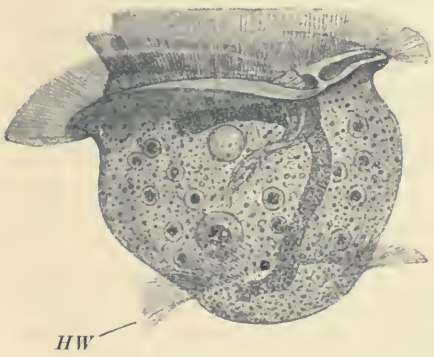



Fig. 1187. Carchesium polypinum. Losgelöstes Individuum mit nachträglich gebildetem hinteren Wimperkranz (*HW*). (Orig. nach dem Leben.)

Fig. 1188. Skulpturen der Pellicula bei Vorticella monilata. *W* Warzen. (Nach O. Schröder.)

Zoothamnium Stein.

Ebenfalls sehr kontraktil und Kolonien bildend, bei denen jedoch zum Unterschied von voriger Gattung die Stielfäden zusammenhängen, da bei der Teilung sich auch der Stielfaden auf die beiden Sprößlinge teilt. Meist erstreckt sich aber der gemeinsame Stielfaden nicht bis zum Grund des Hauptfadens. Die ganze Kolonie muß sich einheitlich kontrahieren.

Z. arbuscula Ehrbg., meist auf Wasserpflanzen und Wassertieren.

2. Legion.

**Acontractilia** Bütschli.

Gestielte Formen ohne kontraktilen Stielfaden, welche ebenfalls einzeln oder in Kolonien vorkommen, die manchmal in Gallerte eingehüllt sind.

Fig. 1189. Carchesium polypinum Ehrbg. Teil einer jungen Kolonie mit noch kurzem Hauptstiel. (Orig. nach dem lebenden Objekt.)

Gattungen:

Epistylis Ehrbg.

Kolonien ohne Gallerthülle; Tiere mit ausbreitungsfähigem Peristomsaum und meist geringelter Pellicula. Baumförmige Kolonien auf verzweigten, aber starren Stielen bildend.

E. plicatilis Ehrbg., E. umbellaria (L.) = Campanella umbellaria (L.) (Fig. 86, S. 70, Fig. 1162, S. 1141). [Campanella wird von manchen Autoren von Epistylis wegen der mächtigen Ausdehnung der mehrere Umgänge beschreibenden adoralen Spirale abgetrennt.]

Opercularia Ehrbg.

Ebenfalls ohne Gallerte, mit starren Stielen, die öfters quergeringelt sind. Tiere länglich mit verengtem Peristom, Peristomsaum nicht nach außen aufklappbar, Wimperscheibe auf einem langen dünnen Stiel.

O. nutans Ehrbg., O. articulata Ehrbg.

Ophrydium Ehrbg.

In Gallerte gehüllt, oft mehrere Zentimeter (bis 10—15 cm) große, auch freischwimmende Kolonien bildend, Körper meist durch Zoochlorellen grün.

O. versatile Ehrbg. (Fig. 272, S. 267).

3. Legion.

**Cothurnina** Bütschli.

Gestielt oder ungestielt, aber stets mit Gehäusen.

Gattung: **Cothurnina** Ehrbg.

Formen mit weiten, abstehenden (pseudo-)chitinigen Hüllen, welche glashell sind und mit dem Hinterende eventuell mit einem kurzen Stiel angewachsen sind.

C. operculata Gruber kann ihr Gehäuse verschließen, da es einen Deckel besitzt, den das Tier bei der Kontraktion mitzieht.

Vaginicola Ehrbg. hat ähnliche Gehäuse, welche aber mit der ganzen Länge angewachsen sind. V. decumbens Ehrbg.

### 3. Unterfamilie: **Lagenophryinae** Bütschli.

Gehäuse stets vorhanden, ähnlich dem von Vaginicola, die Mündung ist verengt und mit einer Doppelklappe versehen, welche bei der Kontraktion den Verschluß besorgt. Die Tiere füllen den Innenraum der Schale nicht aus und befestigen sich mit dem Peristomsaum am Mündungsrand. Sie können daher ihren Körper nicht, wie die Cothurninen, aus der Mündung hervorstrecken, sondern tun dies nur mit ihrer langgestielten Peristomscheibe. Einzige Gattung Lagenophrys Stein (L. ampulla St.)

## II. Klasse.

## **Suctoria** Bütschli.

Die Suctorien oder Sauginfusorien (auch Acineten genannt) besitzen im erwachsenen Zustand keine Cilien, auch keine anderen Bewegungsorganellen. Sie sind daher zu aktiver Bewegung

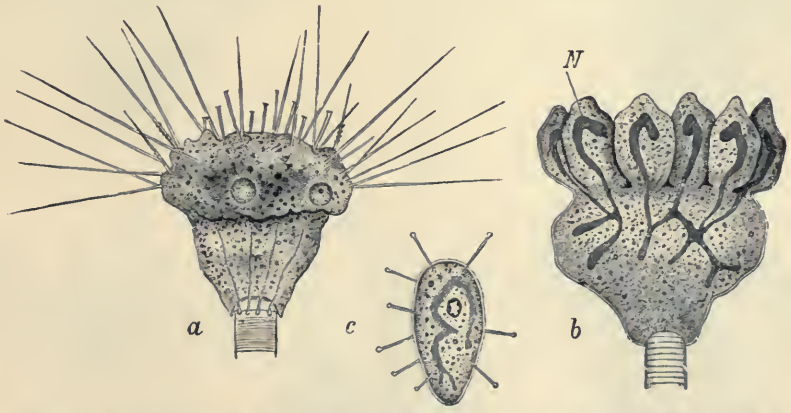



Fig. 1190 a—c. Ephelota gemmipara. A mit ausgestreckten Saugröhren und Fangfäden, zwei kontraktile Vakuolen. b mit Knospen, in welche Fortsätze des verästelten Kerns (*N*) eintreten. c Losgelöster Schwärmer. (Nach Hertwig aus Claus.)

unfähig, die meisten von ihnen sind sogar an die Unterlage festgewachsen oder durch einen Stiel mit ihr verbunden.

Der Körper ist mit einer Pellicula umhüllt; manchmal kommt auch Gehäusebildung vor.

Die Art der Nahrungsaufnahme ist eine ganz andere als bei den Ciliaten. Eine Mundöffnung fehlt, statt dessen sind die sog. Saugtentakel ausgebildet. Es sind dies feine Röhrchen mit kontraktilen Wandungen (Fig. 1190 *a*). Mit deren Hilfe fangen und töten sie in einer noch unaufgeklärten Weise ihre Beutetiere, meist Infusorien. Sodann saugen sie diese aus, wobei man die Nahrung durch die Röhrchen hindurchströmen sieht. Bei manchen Formen sind durch Arbeitsteilung die Tentakel zu verschiedenen Leistungen differenziert.

Sonst gleichen die Suctorien den Ciliaten in den meisten Eigenschaften der Organisation. Sie besitzen eine oder mehrere kontraktile Vakuolen. Der Hauptkern kann sehr verschiedene Formen besitzen, seine Struktur ist meist eine sehr dichte (Fig. 1191

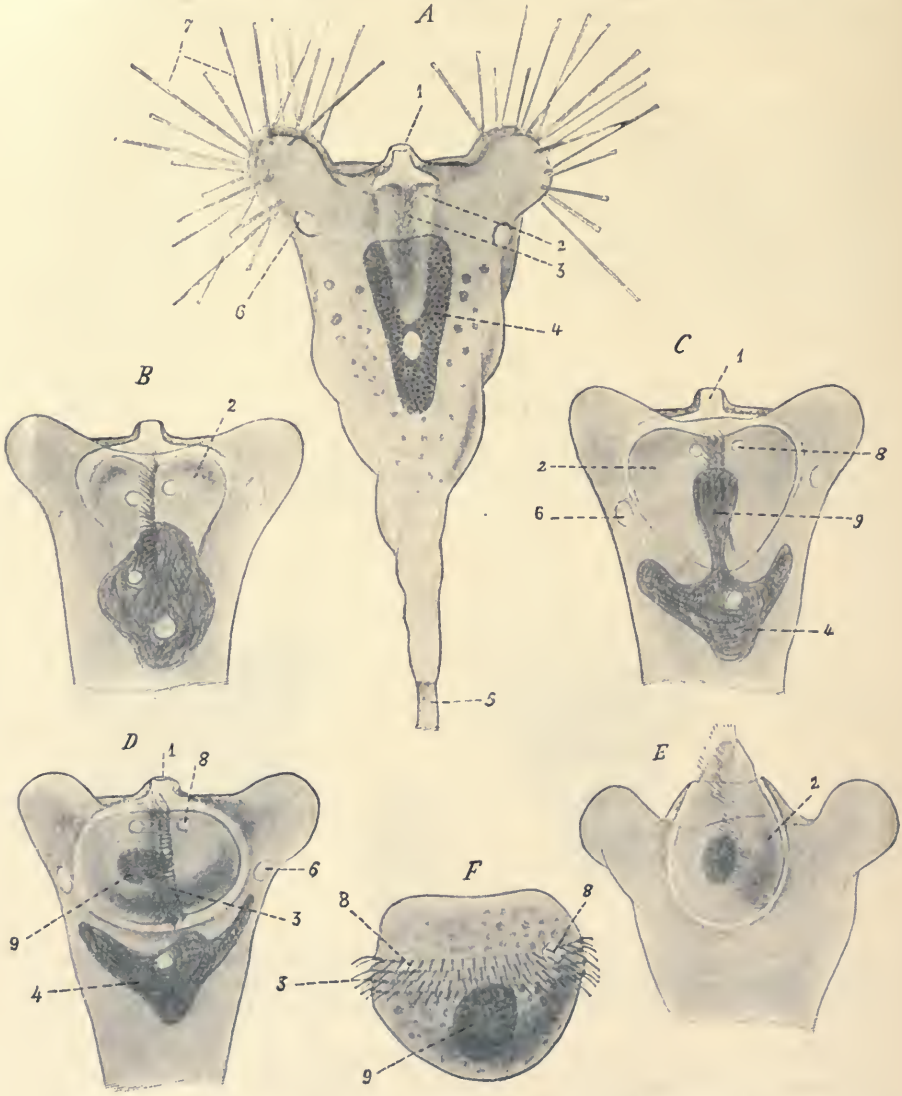



Fig. 1191 A—F. Tocophrya quadripartita Clp. u. L. Knospung. A—D Allmähliche Ausbildung einer Knospe nach Beobachtung an einem Tier, im Zeitraum von 2 bis $2^1/_2$ Stunden. E Ein im Aussehlüpfen begriffener Schwärmer. F[1]) Ein frei umherschwimmender Schwärmer. *1* Geburtsöffnung, *2* Knospe, *3* Wimperkranz der Knospe, *4* Hauptkern, *5* Stiel, *6* kontraktile Vakuolen des Muttertiers, *7* Saugtentakel, *8* kontraktile Vakuolen der Knospe, *9* Hauptkern der Knospe. (Nach Bütschli aus Lang.)

1) Bei Figur F ist die adorale Zone von Wimpern wohl aus Versehen weggelassen.

A und B). Ein Nebenkern ist nicht bei allen Gattungen nachgewiesen; wir haben aber alles Recht, anzunehmen, daß er allgemein verbreitet ist.

Die Fortpflanzung ist bei den Suctorien sehr charakteristisch und eigenartig. Selten ist gleichhälftige Teilung, und auch dann weichen die gleich großen bei der Teilung entstehenden Sprößlinge meist in der Organisation voneinander ab.

Die gewöhnlichste Vermehrungsform ist jedoch die Knospung, welche sowohl eine einfache wie eine multiple, eine äußere wie eine innere sein kann.

Bei der äußeren Knospung (Fig. 1190 b) heben sich die einzelnen Sprößlinge weit über die Oberfläche des Mutterkörpers

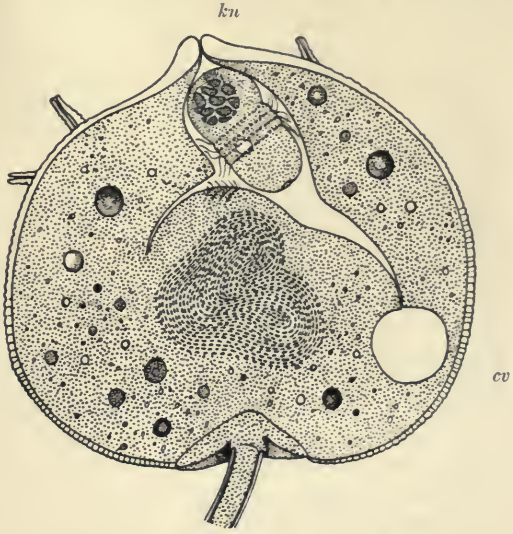



Fig. 1192. Choanophrya infundibulifera Hartog. *kn* Knospe abgelöst. *cv* kontraktile Vakuole. Vergr. 700. (Nach Collin.)

Fig. 1193 a u. b. Dendrosomides paguri Collin. a Knospung wurmförmiger Sprößlinge. b Ein abgelöster wurmförmiger Sprößling. Vergr. 300. (Nach Collin.)

empor. Bei der inneren Knospung dagegen, welche bei weitem der häufigste Vermehrungsmodus der Suctorien ist, bildet sich an einer Stelle des Körpers von der Oberfläche aus eine Einsenkung (Fig. 1191 A), diese dringt allmählich tiefer und schneidet dabei geradezu ein Stück aus dem Plasmaleibe des Tieres heraus (Fig. 1191 B, C, D).

Diese Plasmaportion verwandelt sich allmählich in den Schwärmer, indem eine kontraktile Vakuole und Cilien in verschiedener Anordnung auftreten, und schließlich ein Fortsatz des Hauptkerns in die Knospe hineinwächst (Fig. 1191 C u. 1192).

Die so entstandenen Schwärmer der Suctorien werden in der Regel als „Embryonen" benannt. Angaben über sie und Abbildungen finden sich S. 237, Fig. 239; S. 255, Fig. 255 u. 256.

Am Hinterende haben sie meist eine Saugscheibe, mit der sie sich anheften und an der sie den Stiel entwickeln. Am Vorderende sitzen einige längere Cilien, die als Rudiment einer „adoralen Zone" gedeutet werden. Der Körper ist umfaßt von mehreren Gürteln von Wimpern. Entgegen früheren Angaben ist die Anordnung der Wimpern bei den Embryonen im Prinzip gleichartig und entspricht dem „peritrichen" Typus.

Die Knospen verlassen das Muttertier, schwärmen eine Zeitlang umher, um sich sodann niederzulassen, die Cilien zu verlieren, Stiel, Tentakel usw. auszubilden und ihr Wachstum zu beginnen.

Manche Gattungen sind ausgezeichnet durch wurmförmige cilienlose Knospen, welche beim Ablösen oft schon mit Saugröhrchen versehen sind (Fig. 1193). Sie kommen neben den gewöhnlichen Embryonen vor.

Die Konjugation ist S. 209 beschrieben.

Fig. 1194. Rhyncheta cyclopum Zenker. (Nach Zenker.)

Während die meisten Suctorien auf lebenden oder unbelebten Objekten im Wasser festgewachsen sind, wobei die auf Tieren oder Pflanzen wohnenden Formen meist nicht einmal als Ektokommensalen zu bezeichnen sind, gibt es auch zwei Gattungen, welche parasitische Formen enthalten.

1. Familie: **Hypocomidae** Bütschli.

Primitive, freibewegliche Gattung mit dauernd bewimperter Bauchfläche und einem kurzen Saugtentakel.

Gattung: Hypocoma Gruber.

2. Familie: **Urnulidae** Bütschli.

Klein, festsitzend, mit oder ohne Gehäuse; ohne Wimpern. Erwachsene Tiere mit einem oder wenig Tentakeln.

Gattungen: Rhyncheta Zenker (R. cyclopum Zkr., Fig. 1194, auf Cyclops coronatus Claus).

Urnula Clap. u. Lachm.

3. Familie: **Metacinetidae** Bütschli.

Gehäusebildende Formen, Gehäuse gestielt und am apikalen Ende mit strahlig angeordneten Spalten zum Durchtritt der Tentakel.

Gattung: Metacineta Bütschli (M. mystacina Ehrenberg auf Algen).

### 4. Familie: **Podophryidae** Bütschli.

Gestielte oder ungestielte, gehäuselose Formen mit zahlreichen Tentakeln. Vermehrung durch Teilung, einfache und multiple Knospung.

#### Gattung: **Spaerophrya** Clap. u. L.

**Sphaerophrya pusilla** Cl. u. L.

1858—1861 Claparède und Lachmann, in: Mém. Inst. Génevoise. Vol. 5—7.

Der Körper der Art ist kugelig, von der ganzen Körperoberfläche ragen kürzere und längere Saugtentakel hervor, welche geknöpft sind (Fig. 1196 B).

Solange allerdings die Tiere sich in ihren Wirten aufhalten, sind sie tentakellos. Beim Auskriechen aus jenen sprossen sofort die Tentakel hervor.

Fig. 1195.

Das Plasma der Art ist fein granuliert. Der Hauptkern ist kugelig. Es ist eine kontraktile Vakuole vorhanden (Fig. 1195).

Der Durchmesser der Tiere beträgt 20 bis 40 μ.

Die Vermehrung erfolgt durch gleichhälftige oder etwas ungleiche Teilung (Fig. 1196 A) oder durch Knospenbildung. Bei der letzteren entstehen Schwärmer, welche sich mit Hilfe eines ringförmigen Ciliengürtels lebhaft zu bewegen vermögen (Fig. 1196 C).

Sph. pusilla schmarotzt in zahlreichen Hypotrichen, in Paramaecium, Nassula usw.

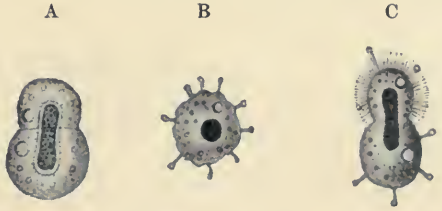



Fig. 1196 A—C.

Fig. 1195. Paramaecium caudatum, befallen von Sphaerophrya pusilla. Infektion an zwei Stellen. Eine Bruthöhle enthält vier, die andere ein Tier. Aus der Geburtsöffnung tritt ein Schwärmer aus (*a*). Am Vorderende des Rückens sucht sich ein Schwärmer einzubohren (*b*). (Nach Bütschli.)

Fig. 1196 A—C. Sphaerophrya pusilla. A Teilungszustand. B Exemplar, welches im Wasser Tentakel entwickelt hat. C Schwärmerbildung eines solchen. (Nach Bütschli.)

Die Art und ihre nächsten Verwandten beanspruchen ein besonderes Interesse dadurch, daß sie die einzigen parasitischen Protozoen sind, deren regelmäßiger Parasitismus in anderen Protozoen einigermaßen genau studiert wurde.

Das Leben einer solchen Suctorie läuft etwa folgendermaßen ab. Als Schwärmer mit Saugtentakeln und Cilienkranz heftet sich das junge Tier an ein Paramaecium an; es verliert die Cilien und bald auch die Tentakel und sinkt allmählich wie in eine oberflächliche

Grube des Ciliatenkörpers ein; die Grube vertieft sich, während der Parasit heranwächst, immer mehr, bis er in einer tiefen Höhle eingeschlossen ist, welche nur durch ein kleines Loch, die sog. Geburtsöffnung, mit der Außenwelt in Verbindung steht. Diese kann sich manchmal auch vollständig schließen (?).

Im Wirt beginnen sich die Parasiten durch Zweiteilung lebhaft zu vermehren, so daß es deren schließlich oft eine große Zahl ist: 50 und mehr. Die „Bruthöhle" soll in den meisten Fällen auch dann noch nachweisbar sein; sie hat sich bedeutend vergrößert, und die Geburtsöffnung ist zu einem länglichen Spalt geworden (vgl. Fig. 1195 a).

Man findet die Tiere in ganz verschiedenen Größen in der Vermehrung begriffen. Die herangewachsenen Tiere vermehren sich im Wirt anfangs durch gleichhälftige Teilung, wobei beide Tochtertiere zunächst ganz gleichgeartet bleiben. Durch die rasch aufeinanderfolgenden Teilungen werden die Tiere bald kleiner, sie beginnen sich dann durch einfache Knospung zu vermehren, wobei die Knospe Cilien bildet und als Schwärmer durch die Geburtsöffnung den Wirt verläßt, um einen neuen Wirt aufzusuchen.

Der Vermehrungsprozeß schreitet auch fort, wenn die Tiere zufällig aus dem Wirt herausgeraten. In diesem Fall entwickeln sich schon gleichzeitig mit den Wimpern die Tentakeln (Fig. 1196 C).

### Gattung: **Podophrya** Bütschli.

Kugelig, mit allseitigen geknöpften Tentakeln, welche eine bedeutende Länge erreichen können. Mit Stiel von wechselnden Dimensionen, Vermehrung durch fast gleichhälftige Teilung, wobei das vordere Teiltier zu dem Schwärmer wird; letzterer mit einem breiten Wimpergürtel versehen. Süßwasser.

P. fixa Ehrenbg.

### Gattung: **Ephelota** Wright.

Marine Formen mit langen, spitzen Greiftentakeln und kürzeren, geknöpften Saugtentakeln. Vermehren sich durch freie, meist multiple Knospung.

E. gemmipara Hertw. (Fig. 1190, Fig. 1147; Fig. 216, S. 210).

## 5. Familie: **Acinetidae** Bütschli.

Gestielte oder ungestielte Formen mit Gehäuse, dessen Mündung weit und einfach ist. Die zahlreichen Tentakel sind alle geknöpft. Fortpflanzung erfolgt durch einfache oder multiple, innere (d. h. in Bruträumen vor sich gehende) Knospung.

Gattungen: Tocophrya Bütschli (T. quadripartita Cl. u. L., Fig. 1191; T. cyclopum Cl. u. L., Fig. 214 u. 215, S. 209 u. 210).

Acineta Ehrenbg.

## 6. Familie: **Dendrosomidae** Bütschli.

Ungestielte, gehäuselose Formen, mit zahlreichen gleichen Tentakeln, welche geknöpft und in Büscheln angeordnet sind. Fortpflanzung durch innere Knospen.

Gattung: Dendrosoma Ehrenbg. D. radians Ehrenbg., auf der Unterlage kriechend und zahlreiche Stämmchen in die Höhe sendend (Fig. 1197). Dendrosomides Collin (Fig. 1193).

### 7. Familie: **Dendrocometidae** Stein.

Flache Formen mit zahlreichen allseitig verteilten Tentakeln oder mit Armen, an deren Enden die Saugröhren sich befinden. Fortpflanzung durch Bildung einer inneren Knospe.

Gattung: Dendrocometes Stein. D. paradoxus St. auf den Kiemenblättern von Gammarus pulex (Fig. 1198).

Fig. 1197.

Fig. 1198.

Fig. 1197. Dendrosoma radians Ehrbg. (Nach Claparède u. Lachmann.)

Fig. 1198. Dendrocometes paradoxus St. Die Längslinie deutet die Unterlage an. (Nach Bütschli.)

### 8. Familie: **Ophryodendridae** Stein.

Marine Formen, gestielt, mit zahlreichen kurzen Tentakeln, die auf rüsselartigen Fortsätzen konzentriert sind. Bei allen Arten scheinen neben gewöhnlichen Embryonen sog. vermiforme (Fig. 1193) oder lageniforme Individuen vorzukommen, welche tentakel- und rüssellos sind.

Fortpflanzung durch innere Knospen.

Gattung: Ophryodendron Clap. u. Lachm.

Collin hat neuerdings eine neue Einteilung der Acineten vorgeschlagen, nach der die Gruppe auch in 8 Familien zerlegt wird. Es sind dies:

1. Familie: Acinetidae (Tocophrya, Acineta, Dactylophrya, Endosphaera etc.).
2. „ Discophryidae (Discophrya, Rhyncheta etc.).
3. „ Dendrosomidae (Dendrosoma, Dendrosomides, Rhabdophrya, Trichophrya etc.).
4. „ Dendrocometidae (Dendrocometes, Stylocometes).
5. „ Ophryodendridae (Ophryodendron).
6. „ Podophryidae (Podophrya, Metacineta, Urnula, Sphaerophrya).
7. „ Ephelotidae (Ephelota, Podocyathus).
8. „ Hypocomidae (Hypocoma).

## Schriften über Ciliophora.

(Die ältere Literatur findet sich, soweit sie wichtig ist, vollständig bei Bütschli. Von neueren Schriften sind nur die zur Orientierung geeignetsten hier angeführt.)


1851. **Aragao, H. de Beaurepaire,** *Bemerkungen über den Nyctitherus cordiformis. In: Mem. Ist. Oswaldo Cruz. Rio de Janeiro. Vol. 4. 1912. p. 125.*

1852. **Awerinzew, S., und Mutafowa, R.,** *Material zur Kenntnis der Infusorien aus dem Magen der Wiederkäuer. I. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 33. 1914. p. 109—118.*

1853. **Bel-George, S., and Couret, M.,** *Balantidium coli infection in man. In: Journ. of infect. Dis. Vol. 7. 1910. No. 5. p. 609. 4 Taf.*

1854. **Bezzenberger, O.,** *Infusorien aus asiatischen Anuren. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 3. 1904. p. 138.*

1855. **Blochmann, R.,** *Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. 2. Aufl. 1897.*

1856. **Brauer, A.,** *Bursaria truncatella. In: Jen. Zeitschr. f. Naturw. Vol. 19. 1896. p. 489.*

1857. **Braune, R.,** *Untersuchungen über die im Wiederkäuermagen vorkommenden Protozoen. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 32. 1913. p. 111.*

1858. **Brumpt, E.,** *Démonstration du rôle pathogène du Balantidium coli. Enkystement et conjugaison de cet Infusoire. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 67. 1909. p. 103.*

1859. **Buschkiel, A. L.,** *Beiträge zur Kenntnis des Ichthyophthirius multifiliis Fouquet. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 21. 1910. H. 1. p. 61—102.*

1860. **Bütschli, O.,** *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation. In: Abh. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt. Vol. 10. 1876. p. 213.*

1861. — *Protozoa. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Vol. 1. 1887 bis 1889.*

1862. **Calkins, G. N.,** *Studies on the life-history of Protozoa. In: Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 15. 1902. p. 139.*

1863. — *The paedogamous conjugation of Blepharisma undulans St. In: Journ. Morphol. Vol. 23. 1912. p. 667.*

1864. — *and* **Cull,** *The conjugation of Paramaecium aurelia. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 10. 1907. p. 375.*

1865. **Cépède, C.,** *Recherches sur les Infusoires astomes. Anatomie, biologie, éthologie parasitaire, systématique. In: Arch. Zool. expér. gén. (5) Vol. 3. 1910. p. 341.*

1866. **Cohnheim, P.,** *Infusorien bei gut- und bösartigen Magenleiden, nebst Bemerkungen über die sog. Infusorienenteritis. In: Deutsche med. Wochenschr. Vol. 35. 1909. p. 92.*

1867. **Collin, B.,** *La conjugaison d'Anoplophrya branchiarum (Stein). In: Arch. Zool. expér. gén. Sér. 5. Vol. 1. 1909. p. 345.*

1868. — *Sur la symétrie et l'orientation morphologique des embryons d'Acinétiens. In: Arch. Zool. expér. (5) Vol. 2. 1909. p. XXXIV.*

1869. — *Étude monographique sur les Acinétiens. I. Recherches expérimentales sur l'étendue des variations et les facteurs tératogènes. In: Arch. Zool. expér. Vol. 8. 1911. p. 421—497.*

1870. — *Étude monographique sur les Acinétiens. II. Ibid. Vol. 51. 1912. p. 1.*

1871. **Cunha, A. da,** *Ueber die Ciliaten, welche in Brasilien im Magen von Rindern und Schafen vorkommen. In: Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de Janeiro. Vol. 6. 1914. p. 58—68.*

1872. **Delage et Hérouard,** *Zoologie concrète. Vol. 1. 1896.*

1873. **Dobell, C. C.,** *Physiological degeneration in Opalina. In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 51. 1907. p. 633.*

1874. — *Some observations on the Infusoria parasitic in Cephalopoda. In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 53. 1909. p. 183.*

1875. **Enriques, P.,** *La coniugazione ed il differenziamento sessuale negli Infusori. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 9. 1907. p. 195.*

1876. — *Die Konjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. Ebenda. Vol. 12. 1908. p. 213.*

1877. — *Sulla morfologia e sistematica del genere Colpoda. In: Arch. Zool. expér. gén. (4) Vol. 8. 1908. Notes p. 1—XV.*

1878. — *Di un nuovo Infusorio oligotrico (Turbilina instabilis n. g. n. sp.) e suo significato per la filogenia dei Peritrichi. In: Atti Accad. Lincei Rend. (5) Vol. 17. 1908. Sem 1. p. 224.*

1879. **Entz, G.,** *Studien über Organisation und Biologie der Tintinniden. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 15. 1909. H. 1 u. 2.*

1880. — *Ueber Organisationsverhältnisse von Nyctotherus piscicola. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 29. 1913. p. 364.*

1881. **Eyferth, B.,** *Einfachste Lebensformen des Tier- und Pflanzenreichs. 4. Auflage. Von W. Schoenichen und A. Kalberlah. (Recht brauchbar für die Süßwasserinfusorien, ebenso für die Systematik der anderen im Süßwasser vorkommenden Protozoenabteilungen.)*

1882. **Fauré-Fremiet, E.,** *Sur un cas de symbiose présenté par un infusoire cilié. (Trichodinopsis paradoxa in Cyclostoma elegans.) In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. 67. 1909. p. 113.*

1883. **Filipjev, J.,** *Zur Organisation von Tocophrya quadripartita Cl. L. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 21. 1910. H. 2. p. 117.*

1884. **Gonder, A.,** *Beiträge zur Kenntnis der Kernverhältnisse bei den in Cephalopoden schmarotzenden Infusorien. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 5. 1905. p. 240.*

1885. **Goodey, T.,** *The excystation of Colpoda cucullus from its resting cysts, and the nature and properties of the cyst membranes. In: Proc. R. Soc. London. Vol. 86 B. 1913. p. 427.*

1886. **Gruber, A.,** *Weitere Beobachtungen an vielkernigen Infusorien. In: Ber. Naturf. Ges. Freiburg. Vol. 3. 1887.*

1887. **Hamburger, Cl.,** *Zur Kenntnis von Stentor coeruleus etc. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 90. 1908. p. 423.*

1888. — *Die Konjugation von Paramaecium bursaria. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 4. 1904. p. 199.*

1889. — *Infusoria. In: Handb. d. Naturw. Vol. 5. 1913. p. 435.*

1890. **Hertwig, R.,** *Ueber die Konjugation der Infusorien. In: Abh. bayr. Akad. d. Wiss. II. Kl. Vol. 17. 1889. p. 151.*

1891. — *Ueber Befruchtung und Konjugation. In: Verh. d. Deutschen Zool. Ges. 1892. p. 95.*

1892. **Hickson and Wadsworth,** *Dendrocometes paradoxus. In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 45. 1904. p. 325.*

1893. **Hickson, Sydney S.,** *Dendrosoma radians Ehrenberg. In: Quart. Journ. Micr. Sci. N. S. Vol. 54. 1909. p. 141.*

1894. **Jennings, H.,** *Heredity, variation and evolution in Protozoa. I. In: Journ. exp. Zool. Vol. 5. 1908. p. 577. II. In: Proc. Amer. Philos. Soc. Vol. 47. 1908. p. 393.*

1895. **Johnson, P.,** *A contribution to the morphology and biology of the Stentors. In: Journ. Morph. Vol. 8. 1893. p. 467.*

1896. **Jollos, V.,** *Darminfusorien des Menschen. In: Handb. path. Mikroorg. Vol. 7. 1913. p. 704.*

1897. **Joseph,** *Beobachtungen über die Kernverhältnisse von Loxodes rostrum. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 8. 1907. p. 344.*

1898. **Kent, S.,** *A Manual of Infusoria. 1880—1882.*

1899. **Khainsky, S.,** *Zur Morphologie und Physiologie einiger Infusorien (Param. caud.) auf Grund einer neuen histologischen Methode. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 21. 1910. H. 1. p. 1.*

1900. **Kiernick, E.,** *Chilodon hexastichus n. sp., ein auf Süßwasserfischen parasitierendes Infusorium, nebst Bemerkungen über Vakuolenhautbildung und Zellteilung. In: Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie. 1909. Cl. Sc. math. nat. Sem. 1. p. 75.*

1901. **Lebedew, W.,** *Ueber Trachelocerca phoenicopterus, ein marines Infusor. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 13. 1908. p. 70.*

1902. **Léger et Duboscq,** *Notes sur les Infusoires endoparasites. I—III. In: Arch. Zool. expér. et gén. Notes et Revues. Sér. 4. Vol. 2. No. 6. p. 337.*

1903. **Linden, M. von,** *Tentakelartige Fortsätze an Opalina dimidiata. In: Biolog. Centralbl. Vol. 29. 1909. No. 21. p. 648.*

1904. **Manson, Patrick,** *and* **Sambon, L. W.,** *A case of intestinal pseudoparasitism, due to Chilodon uncinatus (Blochm.). In: Lancet. Vol. 176. 1909. p. 823.*

1905. **Martin,** *Some observations on Acinetaria. I—III. In: Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 53. 1909. p. 351, 378 u. 629.*

1906. **Maupas,** *Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusoires ciliés. In: Arch. Zool. expér. gén. Sér. 2. Vol. 6. 1888. p. 165.*

1907. — *Le rajeunissement karyogamique des Ciliés. In: Arch. Zool. expér. gén. Sér. 2. Vol. 7. 1889. p. 149.*

1908. **Metcalf, M. M.,** *Opalina. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 13. 1909. p. 195.*

1909. — *Opalina mitotica. In: Zool. Jahrb. Vol. 15. 1912. Festschr. f. Spengel. 1. Bd. p. 79.*

1910. — *Notes upon Opalina. In: Zool. Anz. Vol. 44. 1914. p. 533—541.*

1911. **Mienkiewicz, R.,** *Un cas de reproduction extraordinaire chez un Protiste, Polyspira Delagei. In: C. R. Acad. Sci. Paris. Vol. 155. 1912. p. 1.*

1912. — *Etudes sur les Infusoires syndesmogames, à gamontes et gamètes. In: Bull. Ac. Sci. Cracovie Ull. Sci. mat. et nat. Sér. B. 1913. p. 740.*

1931. **Mienkiewicz, R.,** *Ciliata chromatophora, nouvel ordre d'Infusoires à morphologie et reproduction bizarres. In: Compt. rend. Acad. Sci. Paris. Vol. 155. 1912. p. 513.*
1914. **Mulsow, Walter,** *Die Konjugation von Stentor coeruleus und St. polymorphus. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 28. 1913. p. 363.*
1915. **Neresheimer,** *Die Fortpflanzung der Opalinen. In: Arch. f. Protistenk. Suppl. 1. 1907. p. 1.*
1916. — *Der Zeugungskreis des Ichthyophthirius. In: Ber. d. Kgl. bayr. biol. Versuchsstation in München. Vol. 1. 1908. p. 165.*
1917. **Penard, E.,** *Un curieux Infusoire, Legendrea bellerophon. In: Rev. Suisse Zool. Vol. 22. 1914. p. 407—432.*
1918. **Popoff, M.,** *Die Gametenbildung und die Konjugation von Carchesium polypinum. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 89. 1908. H. 3.*
1919. **Prantl, K.,** *Die Konjugation von Didinium nasutum. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 7. 1906. p. 229.*
1920. **Prowazek, S. v.,** *Protozoenstudien. I—III. In: Arb. aus d. Zool. Inst. d. Univ. Wien. Vol. 11—14. 1899—1903.*
1921. — *Zur Kenntnis der Balantidiosis. Zusammenfassende Darstellung. In: Arch. f. Schiffs- u. Trop.-Hyg. Vol. 17. Beih. 6. 1913. p. 369.*
1922. **Roth, W.,** *Die parasitischen Chilodontiden. Chilodon cyprini Moroff und Chilodon hexastichus Kiernik. In: Wochenschr. Aquar. Terrarienkde. Jahrg. 7. 1910. p. 73, 89.*
1923. **Root, F. M.,** *Reproduction and reactions to food in the suctorian Podophrya Collini n. sp. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 35. 1914. p. 164.*
1924. **Sand, R.,** *Étude monographique sur le groupe des Infusoires tentaculifères. Bruxelles 1901.*
1925. **Schewiakow, W.,** *Infusoria aspirotricha. In: Mem. Acad. Sci. Pétersbourg. Sér. 8. Vol. 4. 1896. No. 1.*
1926. **Schröder, O.,** *Beitrag zur Kenntnis von Stentor coeruleus und Stentor Roeselii. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 8. 1906.*
1927. — *Beiträge zur Kenntnis von Epistylis plicatilis. Ebenda. Vol. 7. 1906. p. 173.*
1928. — *Beiträge zur Kenntnis von Vorticella monilata. Ebenda. p. 395.*
1929. **Schubotz,** *Pycnothrix monocystoides. In: Denkschr. der Med.-naturw. Ges. Jena. Vol. 13. 1908.*
1930. **Selenew, S. F.,** *Zur Biologie meines Infusoriums: seine Anwesenheit im Prostatasekret. In: Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Orig. Vol. 55. 1910. p. 496.*
1931. **Stein, F.,** *Der Organismus der Infusionstiere. Vol. 2. 1867.*
1932. **Stevens, N. M.,** *Further studies on the ciliate Infusoria Licnophora and Boveria. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 3. 1903. p. 1.*
1933. **Tönniges, C.,** *Die Trichocysten von Frontonia leucas und ihr chromidialer Ursprung. Sitz.-Ber. Ges. Beförd. Nat. Marburg. 1911. p. 37.*
1934. **Versluys,** *Die Konjugation der Infusorien. In: Biol. Centralbl. Vol. 26. 1906.*
1935. **Walker, Linwood E.,** *Sporulation in the parasitic Ciliata. In: Arch. f. Protistenk. Vol. 17. 1909. H. 3.*
1936. — *Experimental Balantidiosis. In: Philippine Journ. Sci. Vol. 8. 1913. p. 333.*

# Sachregister.

(Im Sachregister sind die diejenigen Zahlen fett gedruckt, welche auf eine Stelle verweisen, an der eine ausführliche Beschreibung einer Protozoengattung oder -Art zu finden ist, während ein Sternchen (*) denjenigen Zahlen beigefügt ist, welche die Seite angeben, auf welcher der betreffende Organismus durch eine Figur abgebildet ist.)


A.

Abhängigkeit der Protozoen vom Wasser 304.
Abnützung des Protozoenkörpers 273.
Abschwächung der Virulenz 340.
Abstammung der Bluttrypanosomen 504.
Abtötung in Nahrungsvakuolen 99.
Abtötungstechnik 13.
Acantharia 766, **770**.
Acantharidae **772**.
Acanthin 771.
Acanthochiasma, freie Kernbildung 259*.
— Krohni 762*.
Acanthocystis 724.
— aculeata 28*, 724.
— — Teilung 179*, 708*.
— turfacea 724.
Acanthodinium **436**.
— caryophyllum 422*, 436.
Acanthometra Claparedei 762*.
— elastica 771*.
— Myophrisken 48*.
Acanthosphaera 767.
Acanthosporidae 982, **988**.
Acephalina **974**.
Achromaticus 896, **921**.
— vesperuginis **921**, 922*.
Achsenfäden bei Heliozoen 708.
— der Rhizopodien 36, 37*.
Achsenstab, Plastizität 118.
— bei Trichomonas 584.
Acineta 1152, 1153.
— Schwärmer 254*.
Acineten **1147**.
— Entwicklung 237.
— s. a. Suctorien.
Acinetidae **1152**, 1153.
Acontractilia **1146**.
Acrasieae **785**.
Actinelidae **772**.
Actinelius 772.
Actinocephalidae 982, **985**.
Actinocephalus 986.
Actinomonas 712.
— mirabilis 713*.
Actinomyxidea 998.
Actinomyxidia 1008, **1055***.
Actinophrys **721**.
— Kopulation 189*.
— sol 721.
— — Giftwirkung der Pseudopodien 88.
Actinosphaerium **721**.
— Automixis 224.
— Befruchtung 223*, 224*.
— Centrosoma 29*.
— als Chromidialzelle 258*.
— Depression 276*.
— Eichhorni 10*, 707, **721**.
— — Kern 21*.
— Giftwirkung der Pseudopodien 88.
— Kernteilung 174*.
— Pseudopodien 34*.
— Richtungskörperbildung 225.
Actipylea **770**.
Adaptive Merkmale 303.
Adelea **862**.
— akidium 864.
— Befruchtung 199*.
— dimidiata 864.
— Mesnili **864**.
— — Zellparasitismus 323*.
— ovata **862**, 863*, 864*.
— tipulae 864.
— zonula 864*.
Adeleidae 825, 826, **861**, 862.
Adeleiden, Befruchtung 821.
Adeleinae 826, **862**.
Adelina dimidiata 819*, 821*.
Adhäsionsverhältnisse 116.
Adinida Bergh 427, **428**.

Adorale Zone 65.
Aequatorialplatte 173.
Aerosphaera 85*.
Aestivo-Autumnalfieber 912.
Aethalien 799.
Aethalium septicum 781*, 800, 801*.
— — Gewinnung peptischer Fermente 100.
Aether als Narkotikum 126.
Affenbalantidiosis 1129.
Affenmalaria 919.
Affentrypanosomen 544.
Agame Fortpflanzung der Amöben 661.
Agameten 188.
— geschlechtlich differenziert 221.
Agglomeration 340.
— bei Trypanosoma Lewisi 341*.
Agglutination 341.
Agglutinine 340.
Aggregata 858.
— Eberthi 857*, 859*, 860*.
— inachi 861.
— Iacquemeti 861.
— Mikrogametenbildung 231*.
— multiple Kernteilung 260*.
— octopiana 861.
— spinosa 859*, 860*.
— vagans 859*.
— Wirtswechsel 330.
Aggregatidae 825.
Aggregatinae 826, 857.
Aggregatzustand des Protoplasmas 7.
Akaryomastigont 605.
Aleppobeule 556.
Alexine 336.
— gegen Infusorien 336.
Algenähnliche Chrysomonadinen 416.
— Cryptomonadinen 421.
— Dinoflagellaten 425.
— Entwicklung von Phytomonadinen 457.
— Phytomonadinen 457.
Algensymbiose 84.
— bei Amöben 667.
Alkohol als Narkotikum 126.
Alkoholfestigkeit bei Protozoen 342.
Allogromia 746.
— ovoidea 89*, 745*.
Alter und Tod 273.
Altern der Protozoenindividuen 273.
Alveolarsaum 7.
Alveolarstruktur des Protoplasmas 7.
Alveolen 7.
Amaurochaeta 801.
Amaurochaetidae 801.
Amaurochaetinae 800.
Amaurosporales 800.
Amitose 159.
Ammodiscidae 749, 751.
Ammodiscus 752.
— incertus 751*.
— tenuis 751*.
Amoeba 671.
— blattae, Pseudopodien 125*.
— blattarum, Kern 19*.
— crystalligera 674, 675*.
— — Kern 23*.
Amoeba crystalligera, Kernteilung 165*.
— dentalis 694.
— diploidea 674.
— — Kopulation 664*.
— — Teilung 663*.
— diplomitotica 676.
— Dofleini beim Fressen 91*.
— — Metamorphose 253*.
— Froschi 676.
— Galvanotaxis 134*.
— gingivalis 694.
— hyalina 676.
— lacertae 676.
— limax 675.
— — Gestaltsänderung 252*.
— meleagridis 848.
— minuta, Cyste 663*.
— mira, Encystierung 664*.
— mucicola 676.
— polypodia, Teilung 145*.
— proteus 11*, 90*, 672, 673*.
— — Kern 660*.
— — Vermehrung 346*.
— pulmonalis 694.
— quadrilineata 660.
— terricola 90*, 674.
— verrucosa 674.
— — beim Fressen 91*.
— — Pellicula 50.
— vespertilio 8*, 675.
— — Kernteilung 166*.
— — parasitäre Riesenkernbildung 344*.
— — Teilung 662*.
— viridis 84*.
Amöben als Darmpassanten 684.
— künstliche 118.
— Nahrungsaufnahme 90.
— als parasitische und pathogene Organismen 684.
Amöbenabszeß an einem Leberlappen 690*.
Amöbenbewegung 115.
— künstliche Nachahmung 118.
Amöbenbewegungsformen 33*.
Amöbendefäkation 102*.
Amöbendysenterie 685.
Amöbenkulturen 367, 666.
Amöbenregeneration 248.
Amöbenruhr 688.
Amoebidae 667, 670.
Amoebina 659.
Amöboide Bewegung 32.
— Bewohner des Menschendarms 687.
Amöboidkeim 1003.
Amoebosporidia 990.
Amphidinium 429.
Amphileptus 1117.
— Claparedii 1117.
Amphimonadinae 464, 470.
Amphimonas cyclopum 470*.
— globosa 470*.
Amphinucleolus 18.
Amphisolenia 437.
— clavipes 422*, 437.
— dolichocephalica 422*, 437.
— extensa 422*, 437.

Amylum 82.
Anaerobe Protozoen 104, 320.
Anaerobiontisch 104.
Anämie bei Malaria 925.
— bei Texasfieber 957.
Anaplasma canis 960.
— centrale 960.
— marginale 959.
Ancyrophora gracilis 989.
— Léger 986, 989.
Aneminea 801.
Anfertigung von Präparaten 377.
Angeiocystinae 826, **854**.
Angeiocystis **854**.
— audouiniae **854**.
Anisogameten 185.
Anisogamie 188.
— fakultative 212.
— der Gregarinen 966, 968.
Anisonema **444**.
— truncatum **444***.
Anisosporen der Radiolarien 765.
Anisosporenbildung bei Radiolarien, schematisch 761*.
Anlockung der Gameten 220.
— der Mikrogameten 220.
Anpassung ans Blut 351.
— an osmotischen Druck 349.
— der Ernährungsweise 311.
— an Salzlösungen 349.
— an hohe Temperaturen 354.
— an Verdauungsflüssigkeiten 331.
Anpassungen der Foraminiferen 308.
— der parasitischen Protozoen 326.
— der Trypanosomen 487.
Anopheles 931.
— bifurcatus, Flügel 932*.
— claviger 932*.
— Darmschnitte 910*.
— infizierte Schnittteile 906*.
— maculipennis 932.
— Magen mit Oocysten des Tropicaparasiten 908*.
— pseudopictus, Flügel 932*.
— pseudopunctipennis 932.
— schematischer Umriß 923.
— Speicheldrüsen 911*, 912*.
— superpictus, Flügel 932*.
Anophrys 1121.
— Maggii 1121.
Anoplophrys, Konjugation 206*.
Anoxybiontisch 104.
Antheridium 244.
Anthorhynchinae 986.
Antifermente 331.
Antikörper 335.
— gegen Trypanosomen und Babesien 337.
Antilopen als Reservoire für Trypanosomen 528.
Antitoxine 340.
Antophysa **469**.
— Stiel 61*.
— vegetans 469*.
Anurosporidium **1083**.
Apfelsäure 126.
Aphrothoraca 710, **721**.
Apogamie 282.
Apolare Bewegung 114.
Arachnula **716**.
— impatiens 717*.
Arcella 32*, **738**.
— vulgaris 26*, 738.
Archidiscus 767.
Arcyria 802.
— punicea, Fruchtkörper 801*.
Arcyriidae 802.
Argasiden 959.
Arsenfeste Paramäcien 293.
Artbegriff, Variation, Vererbung, Literatur 302.
Artenmenge der parasitischen Protozoen 325.
Arzneifeste Rassen von Trypanosomen 292.
Arzneifestigkeit bei Protozoen 342.
Ascariden, Anpassungen 331.
Aspidisca 1140.
Aspidiscidae **1140**.
Aspirigera 1108, 1109, **1110**.
Astasia **442**.
Astasiidae 439, **442**.
Astomata, Kettenbildung 156.
Astracanthidae 775.
Astrorhiza **751**.
— limicola 750*.
Asymmetrie und rotierende Bewegung 311.
Atmung 103.
— Literatur 141.
Atoxyl 506.
Atoxylfeste Rassen 292.
Aufgußtiere 316.
Aufklebemethode 376.
Auflösende Wirkung von Parasiten 333.
„Augen" der Dinoflagellaten 426.
Augenfleck 130.
Aulacantha, fettige Degeneration 107*.
— Kernteilung 170*.
— Sekundärkernbildung 264*.
— polymorpha, Bildung monoergider Kerne 763*.
— scolymantha **775**.
— — Kern 20*, 760*.
— — Zentralkapsel 763*.
Aulacanthidae **775**.
Aulosphaera **775***.
Aulosphaeridae **776**.
Auslese bei Trypanosomen 292.
Ausrüstung für Protozoenforschung 381*.
Ausscheidung 108.
Auswahl der Nahrung 87.
Außenkern, Teilung 167.
Autogamie 223.
— von Entamoeba coli 678.
Automixis 224.
Autotroph 78.
Autotrophe Bakterien 391.
Axiales Chromosom 967.
Axopodien 35.
— der Acantharia 771.

B.

Babesia **939**.
— asini 948.
— avicularis 949.
— bigemina **944**, 945*.
— — Sternform 938*.
— bovis 944.
— caballi 948.
— canis 937*, 939*, 940*, 941*, **942**, 943*.
— — Entwicklungsstadien 938*.
— equi **947**, 948*.
— Gibsoni Patton 941.
— herpestedis 949.
— muris 948, 949*.
— mutans **946***.
— ninense **949**.
— ovis **947**.
— pitheci **949**.
— quadrigemina 950.
— Rossi Nuttal 941.
— soricis 950.
Babesien **936**.
— Literatur 1095.
— Uebertragung 942.
Babesiosen 954.
Bacillus Bütschlii 8*.
— flexilis 390*.
— saccrobranchi 390*.
— vic. flexilis 390*.
Bacterium lineola 388*.
Badhamia Perk 800.
— utricularis, Plasmodium 779*.
Bagdadbeule 556.
Bakterien 388, 390*.
— Größe 387.
Bakterienchromatin 389.
Bakterienfresser 315.
Bakteriengeißeln 390.
Bakterieninfektion von Paramaecium caudatum 345*.
Bakterienkerne 388.
Bakterienruhr 685.
Balantidien-Enteritis 1128.
— — bei Menschen, Schnitt durch die Darmwand 1128*.
Balantidium **1126**.
— coli **1127***.
— duodeni 1127.
— elongatum 1127.
— entozoon 1126.
— minutum 1126, **1129***, 1130*.
Balantidiumantiserum 337.
Bandgeißel 634.
Barbe mit Myxosporidienbeulen 1023*.
— Muskelschnitte, infizierte 1024*, 1025*.
Barbenseuche 1023.
Barotaxis 135.
Barrouxia **849**.
— ornata **850**.
— Schneideri 818*, 850*, 851.
Barrouxinae 826, **849**.
Basalfaden 582.
Basalfibrille 43.
Basalkorn 39.
Basalkörperchen der Wimpern 41.
Basallamelle 43.
Basalplatte 44.
Basalsaum 43.
Basalwulst 43.
Bau der Amöbinen 660.
— der Dinoflagellaten 422.
— der Foraminiferen 727.
— der Gregarinen 961.
— der Heliozoen 708.
— der Polythalamien 748.
— der Radiolarien 758.
— der Trypanosomen 477.
Befruchtung 187.
— bei Ciliaten 1105.
— Literatur 296.
— als Regulation 278.
Befruchtungsnotwendigkeit 274.
Befruchtungstheorien 278.
Befruchtungsvorgang 228.
Befruchtungsvorgänge bei Gregarinen 964.
Begattungsübertragung von Trypanosomen 499.
Beggiatoa media 8*.
Behandlung unter dem Deckglas 376.
Beloides firmus, Epimerit 981*.
Berlinerblau als Kernfarbstoff 14.
Bertramia **1077**.
— asperospora **1077***.
— capitellae **1077**.
— euchlamis 1078*.
Bertramiidae **1077**.
Beschälseuche 534.
Beulenkrankheit, endemische 556.
Bewegung 114.
— der Protozoen 32.
— — Literatur 141.
— durch Zellprodukte, Literatur 74.
Bewegungserscheinungen bei Diatomeen 44*.
— im Plasma, Literatur 74.
Bewegungsleistungen 115.
Bewegungsorganellen 32.
— Literatur 74.
Bicosoeca **476**.
— socialis 475*.
Bicosoecinae 464, **475**.
Bidua 912.
Bienenruhr 1037, 1053.
Bildungsvakuolen 69.
Biliary fever 947.
Biloculina **754**.
— depressa 753*.
Binnenkörper 21.
— der Amöben 666.
Binucleatentheorie 924
Biogenetisches Grundgesetz 255.
Biologie der Amöbinen 666.
— der Entamoeba coli 679.
— der Foraminiferen 734.
— der Gregarinen 971.
— der Hämosporidien 886.
— der Polythalamien 749.
— der Protozoen 303.
— — Literatur 355.
— der Radiolarien 765.

Biomyxa 748.
— Leidy 719.
Bistadiales 658.
Bistadiidae **667.**
Blanchardina Labbé 1056.
Bläschenförmige Kerne 12, 20.
— — Teilung 163.
Blastodininae **432.**
Blepharisma 1124.
Blepharoplast 30.
— der Herpetomonadinen 476.
— Teilung 187.
— bei Trichomonas 583.
Blepharoplasten, Bedeutung 120.
— und Parabasalapparate, Literatur 74.
Blepharoplastlose Trypanosomen 31, 479.
Blinddarminfusorien der Pferde 1136, 1138.
Blutagarkulturen 371.
Blutharnen des Rindes 946, 957.
Blutparasiten 324.
— Flagellaten 493.
Blutparasitenkulturen 371.
Blutprotozoen 328.
Blutsauger als Trypanosomenüberträger 500.
— als Ueberträger 330.
Blutseen 81.
Blutsverwandtschaft der Gameten 219.
Bluttrypanosomen, Abstammung 504.
Blut- und Kulturformen von Trypanosomen 504*.
Bodenformen 307, 308.
Bodo **560.**
— caudatus 561.
— edax 559*, **561***.
— globosus 561.
— gryllotalpae 562*.
— minimus 560.
— ovatus 399*, 561.
— — Cyste in konserviertem Zustand 352*.
— — Teilung 164*.
— saltans **559***.
— urinarius 562.
Bodoninae 464, 476, **558.**
— Literatur 653.
Bombyx neustria, Magenteile infiziert mit Nosema bombycis 1052*.
Boophilus annulatus 945, 955, 956*.
— decoloratus 946, 955, 956*.
— Dugesi 945.
Botellus Moniez 1056.
Botryoidae **774.**
Brefeldia 801.
Bruthöhle bei Suctorien 155*.
Bursaria **1124.**
— truncatella 1124*.
Bursaridae **1124.**
Bütschlia **1117.**
— neglecta 1117.
— parva **1117.**
— postciliata 1117.
Bütschlis Befruchtungstheorie 279.
Bütschlische Protoplasmatheorie 7.
Bütschlischer Schaumtropfen 117*, 118*.
Bütschlisches System der Protozoen 359.

C.

Caementella, Fremdkörperskelett 57*.
Caenomorpha medusula 1131.
Calcarineae 800.
Calcarineen, Ausscheidung von Kalk 781.
Calcituba 754.
— Kernteilung 177*.
— polymorpha 753*.
Calonemineae 802.
Calonympha **603.**
— Grassii 602*, 603*.
Calonymphidae 570, **601.**
Campanella, Nebenkern 175*.
— umbellaria 1146.
— umbellata 70*.
— — Fibrillen 49.
Camptonema 89*, **721.**
— nutans 721*, 722*.
Cannosphaeridae **776.**
Capillitien 347.
Capillitium 782, 784.
Capitulum 772.
Carceag 947.
Carchesium **1145.**
— Kernteilung 161*.
— Schwärmer 253*.
— Verdauungsweg 98*.
— polypinum 16*, 1144*, 1145*, 1146*.
Carotin der Stigmen 131.
Carteria **447.**
— cordiformis 447.
Caryospora **830.**
— simplex **830.**
Caryosporinae 826, **830.**
Carytropha **852.**
— Mesnili 852*, **853.**
— — Kern 25*.
Caryotrophinae 826, **852.**
Castanellidae **776.**
Caudalia 1135.
Caulleryella aphiochaetae **996**, 997*.
Caulleryellidae **996.**
Cellia albimana 932.
Cellulosepanzer der Dinoflagellaten 424.
Cellulosespaltendes Ferment bei Pflanzenparasiten 322.
Cenolarus 767.
Cenosphaera 767.
Centriol 30.
Centriolen bei der Teilung 166.
Centriol-Karyosome 24.
Centriolspindeln 175.
Centropyxis **740.**
— Centrosomen 183*.
— Schale 57*.
— aculeata 730*, **740.**
Centrosom 27.
Centrosomen bei Monocystis rostrata 966*.
— Literatur 73.
Centrosomenteilung 182.
Centrosomspindeln 176, 179.
Cephalina 974, **981.**
Cepola rubescens, infizierte Leberzellen 1049*.
Ceratiomyxa mucida 798*, 799.

Ceratiomyxidae **799.**
Ceratium **435.**
— Ergänzungsvorgänge 234*.
— Kettenbildung 157*.
— Panzer 55*.
— Variationen 287*.
— californiense, Mutation 291*.
— cornutum 424*.
— hirundinella 423*, 427*, **435.**
— — Kernteilung 160*.
— Ostenfeldi, Mutation 291*.
— reticulatum 422*, 435.
— sp. 423*.
— tripos 423*, 435.
— — Kern 19*.
— — Kernteilung 171*.
— vultur 424*.
— — Kettenbildung 291*.
Ceratocorys **435.**
— horrida 422*, 435.
Ceratomyxa 1011, **1012.**
— appendiculata **1012*.**
— drepanopsettae 1006*, 1007*, **1014.**
— inaequalis **1012*.**
— linospora 8*, **1013,** 1014*.
— — Spore 346*.
— porioides, Fruchtkörperstück 798.
— sp., Spore 1010.
Ceratomyxidae **1011.**
Cercobodo Kr. **706.**
— laciniaegerens 707.
— longicauda 706*.
— ovatus 707.
Cercomonadinae **464.**
Cercomonas **464.**
— anatis 464.
— canis 464.
— crassicauda 465*, **466.**
— gallinarum 464.
— intestinalis 466.
Chagasia 864.
— Hartmanni 864.
Challengeridae **777.**
Challengeridenschicht 766.
Challengeron armatum 309*, 777.
Chalarothoraca 710, **723.**
Chemische Reize 125.
— Zusammensetzung des Mediums, Einfluß 350.
Chemosynthetische Plasmabildung 78.
Chemotaxis 126, 135.
Chiliferidae **1119.**
Chilodon **1118.**
— Anisogamie 221.
— curvidentis 1118.
— cyprini **1118.**
— dentatus 1118.
— hexastichus 1118.
— Reuse 64*.
— uncinatus 1118.
Chilomastix **577.**
— Caulleryi **577*.**
— gallinarum 578, 579*.
— Mesnili **578*,** 579*.
Chilomonas **419.**
— Kernteilung 174*.
Chilomonas, Stärke 83.
— paramaecium 419*.
Chinin bei Malaria 934.
Chitinkörperchen auf dem Darm von Culex pipiens 934*.
Chitonastrum 767.
Chlamydodon, Reusenapparat 54*.
Chlamydodontidae **1118.**
Chlamydomonadidae 445, **446.**
Chlamydomonas **448.**
— Anisogamie 195*.
— Keimung der Zygote 191*.
— Kopulation 190*.
— angulosa 447*.
— Brauni 448.
— Ehrenbergi 448.
longistigma 448*.
— monadina 448.
— nivalis 81, 448.
— pulvisculus 448.
— Steinii 448.
Chlamydomyxa **719.**
— labyrinthuloides 719.
— montana **719.**
Chlamydophora 710, **722.**
Chlamydophrys **741.**
— stercorea 728*, 741, **742*.**
— — Kernteilung 165*.
— — Leydeniaformi 744*.
Chlamydozoen 393.
Chlorodendridae **458.**
Chlorodendron **458.**
— subsalsum 457*.
Chlorogonium **449.**
— Anisogamie 196*.
— euchlorum 448*.
Chloramoeba heteromorpha **461*.**
Chloromonadina **459.**
Chloromyxidae 1015, **1018.**
Chloromyxum **1018.**
— cristatum 1018.
— dubium 1018.
— Leydigi **1018*,** 1019*.
— — Spore 1007*.
— mucronatum 1018.
— Plasmotomie 158*.
— protei 1018.
— truttae 1018.
Chlorophyll 80.
Chlorosaccus fluidus 461*.
Choanoflagellinae 464, **472.**
Choanophrya infundibulifera 1149*.
Chondrioderma 800.
Chromatin 16, 266.
Chromatophoren 32, 79.
— der Cryptomonadinen 417.
— der Chrysomonadinen 401.
— der Dinoflagellaten 425.
— der Euglenoidina 438.
— der Flagellaten 400.
Chromidialhauben 27.
Chromidialkörper 26.
Chromidialnetze 27.
Chromidialringe 27.
Chromidialstränge 27.
Chromidialsubstanz bei Foraminiferen 733.

Chromidialzelle 258.
Chromidien 26, 257.
— Literatur 73.
Chromophyll 78.
Chromoplast 32.
Chromosom, axiales 967.
Chromosomen bei Euglena 169.
— bei Hypermastiginen 611.
— der Infusorien 170.
— bei Radiolarien 170.
Chromosomenähnliche Bildungen 167.
Chromosomenreduktion 218*.
— bei Gregarinen 968*.
Chromosomensubstanz 16.
Chromulina **404**.
— hokeana 402*, 404*.
— Pascheri 404*.
— pyrum 404*.
— Rosanoffii 405.
Chromulinidae 402, **403**.
Chrysamoeba radians **414***.
Chrysapsidinae **403**.
Chrysapsis fenestra 403.
— sagene 403, 404*.
Chrysidella 84, **418**.
— Brandtii 418.
— nutricola 418.
— Schaudinni 418*.
Chrysidiastrum **415**.
Chrysocapsa 416.
Chrysocapsidae **416**.
Chrysocapsina 403, **415**.
Chrysochlorophyll 401.
Chrysococcus **405**.
— rufescens 405*.
Chrysomonadina 398, **401**.
— Literatur 638.
Chrysomonadinen, algenähnliche 416.
Chrysopyxis **405**.
— Iwanoffi 405, 407*, 408*.
— stenostoma 405, 408*.
Chrysosphaerella longispina **405**, 406*.
Chrysostephanosphaera **415**.
— globulifera 415.
Chytridineen 1085.
Chytridiaceen als Protozoenparasiten 344.
Ciliata **1107**.
Ciliaten, Ergänzungsvorgänge 236.
— Regeneration 249.
Ciliatenähnliche Flagellaten **636**.
Ciliatenfresser 314.
Ciliatenkerne 20.
Cilien 37, 40.
Cilienbau 119.
Cilienbewegung 119.
Cilioflagellaten 421.
Ciliophora **1104**.
Ciliophoren, Literatur 1154.
Ciliophrys **712**.
— infusionum 712.
— marina 712*.
Circoporidae **776**.
Circoporus hexapodius 309*.
Cirren 44.
Cladomonas **471**.
— Stiel 62*.
Cladomonas fruticulosa 472*.
Cladopyxis brachiolatum 422*.
Clathrulina **726**.
— elegans 726*.
Clepsidrina, Bewegung 45*.
— Munieri 960*.
— ovata, Sporangium 241*.
— — Sporodukte 971*.
Cnidosporidia 998.
Cnidosporidien, Literatur 1097.
Cnidosporidiensporen, Schema 999*.
Coccidia **815**, **826**.
Coccidien, pathologische Bedeutung 822.
— Empfängnishügel 228.
— Literatur 1088.
— Reifung 216*, 217*.
— Vorkommen im Wirt 822.
— als Zellparasiten 323*.
Coccidienknoten, Schnitt 842*.
Coccidiomorpha 814, **815**.
Coccidiosen 823.
Coccidium, Mikrogametocyt mit aufgelöstem Kern 258*.
— Schubergi 835*.
— — Fortpflanzung 199*.
— — Kern 21*.
— — Kernteilung 166*.
— — Zeugungskreis 246*, 817*.
Coccolithen 412.
Coccolithophora Wallichii 413*.
Coccolithophoridae 402, **411**.
Coccolithophorinae **414**.
Coccomyxa 1035.
— Moroffi 1035.
Codonella 1132.
Codonocladium **473**.
— Stiel 60*.
— umbellatum 474.
Codonosiga **473**.
— Stiel 59.
— botrytis 66*, 473*.
Coecuminfusorien der Pferde 1136, 1138.
Coelacantha ornata 309*.
Coelodendridae **778**.
Coelodendrum furcatissimum 778*.
Cölomgregarinen 967*, 971.
Coelosporidium **1083**.
— periplanetae **1083***.
Coelosporidiidae **1083**.
Coffein 125.
Coitus und Uebertragung 535.
Colacium **441**.
— arbuscula 441*.
— calvum 441*.
Coleps 68*.
— bei der Jagd 93*.
— Teilung 148*.
— Ehrb. 1116.
— hirtus **1116***.
Collare 472.
Collidenschicht 766.
Collodictyon **574**.
— triciliatum 574*.
Collodaria 767, **768**.
Collosphaera 768.
— Huxleyi, Anisosporenbildung 761*.

Collosphaeridae **768**.
Collozoum 85*.
— fulvum, Isospore 764*.
— inerme in Anisosporenbildung 761*.
— — Kolonie 768*.
— — Makrospore 764*.
Colpidium **1119**.
— colpoda 1119.
Colpoda **1119**.
— Defäkation 102*.
— cucullus 1119*.
— — Cystenbildung 351*.
Comatricha 800.
— obtusata 784*.
Cometoides crinitus, Epimerit 981*.
Concharidae **778**.
Conorhinus megistus 502*, 503.
Contractilia **1144**.
Copromonas, Kopulation 191*.
Copromyxa protea 786*.
Cornuspira **752**.
Corticalplasma 52.
Cortiniscus 767.
Corycella **988**.
— armata 989*.
— auratus 989.
— violaceus 989.
Costia **575**.
— necatrix 575*, 576*.
Cothurnia **1146**.
— operculata 1147.
Craspedomonadidae 464, **467**.
Craspedotella pileolus 635*.
Cribraria 801.
— rufa, Fruchtkörper 801.
Cristispira pectinis 392*.
Cromyodrymus abietinus 309*.
Cryptobia 563.
— Leydy 563.
Cryptocalpis urceolus 774*.
Cryptochrysis **418**.
— commuta 420*.
Cryptococcus farciminosus 558.
Cryptodifflugia oviformis 17*, 737*, 740.
— Schale 56*.
Cryptomonas 84, **419**.
— compressa 419.
— erosa 419.
— ovata 419*.
— Schaudinni 84*.
Cryptomonadina 398, **417**.
— Literatur 639.
Cryptomonadinae **418**.
Cryptosporidium **827**.
— muris 815, 823, **827**.
Cryptosporinae 826, **827**.
Crystallospora 834, **847**.
— crystalloides, Spore 821*.
Ctenostomidae **1131**.
Culex 931.
— schematischer Umriß 923.
— pipiens 899*, 934*.
Culiciden als Ueberträger von Trypanosomen 503.
Cyanomonas Oltmanns 418.
Cyanophyceen 331.
Cyathomonas 419.
— truncata 419*.
Cyclochaeta **1142**.
— Domerguei **1142**, 1143*.
Cycloposthium **1135**.
— bipaltum **1135**, 1136*.
Cyclospora **827**.
— Degeneration 278*.
— männlicher Agamet 222*.
— Sporenbildung 232*.
— weiblicher Agamet 222*.
— caryolytica 8*, **827**, 828*, 829*.
— — Kernparasitismus 323*.
— — im Maulwurfdarm 821.
— glomericola 827.
Cyclosporinae 826, **827**.
Cyklische Veränderungen am Karyosom 24.
Cyklose 46 Anm.
Cyprinodon variegatus, infiziert durch Myxobolus 1026*.
Cyrtoidae **773**.
Cyrtophora 405.
Cystase 353.
Cyste von Adelina dimidiata 819*.
— von Amoeba minuta 663*.
— in konserviertem Zustand von Bodo ovatus 352*.
Cysten von Entamoeba coli 679.
— von Euglena viridis und Oicomonas termo 351*.
— gehörnte 426.
— von Gregarinen 973*.
— bei Parasiten 346.
— von Plasmodiophora 791*.
Cystenbildung bei Euglypha alveolata 350*.
— der Protozoen 352.
Cystenhülle, Zusammensetzung 353.
Cystenruhe, Dauer 352.
Cystodinium **432**.
— cornifex 432.
— Steinii 432*.
— unicorne 432.
Cystodiscus Lutz 1017.
Cystoflagellata 398, 462, **633**.
— Literatur 655.
Cystophora pedicellata 409*.
Cystose 353.
Cytocladus 769.
Cytopharynx 64.
Cytopyge 63, 68.
Cytostom 63.
Cyttarocyclis 1132.

## D.

Dachrinnenprotozoen 305.
Dactylochlamys pisciformis 320*, 1116*.
Dactylophoridae 982, **985**.
Dactylophrya 1153.
Dallingeria 572.
Darm einer Mehlkäferlarve, mit Gregarinen infiziert 322*.
Darmamöben des Menschen 685.
Darmgeschwüre bei Amöbenruhr 691.

Darmprotozoen 327.
Dasytricha **1123**.
— ruminantium 1123.
Dauer der Cystenruhe 352.
— der Konjugation 207.
Dauerausscheider bei Amöbenruhr 692.
Dauercysten 1108.
Dauerkulturen von Infusorien 280.
Dauermodifikation 293.
Dauerstadien der Trypanosomen 478.
Debab, El 531.
Deckglaspräparate 377*.
Defäkation 102.
Degeneration, fettige 107.
Degenerationschromidien 258.
Delhi-Beule, Ausstrich 556*.
Delhi-sore 556.
Dendrocometes **1153**.
— paradoxus 1153*.
Dendrocometidae **1153**.
Dendromonas **470**.
— virgaria 468*.
Dendrosoma 1152.
— radians 1153*.
Dendrosomidae **1152**.
Dendrosomides 1152.
— paguri 1149*.
Depression 275.
— und Medium 349.
Derepyxis **406**.
— crater 333, 399* 406.
Dermacentor reticulatus 943, 948.
Desmothoraca 710, **726**.
Destilliertes Wasser, Wirkung auf Protozoen 348.
Detritusfresser 315.
Deutomerit 961.
Devescovina **599**.
— striata Foà 600.
— — var. hawaiensis 599*.
Diaspora 849.
— hydatidea, Spore 821*.
Diastase der Amöben 100.
Diatomeen, Bewegung 44*.
Dictydium 801.
— cernuum, Sporangien 802*.
Dictyocysta 1132.
Dictyophimus Hertwigi 309*.
Dictyostelidae 785, **786**.
Dictyostelium 787.
— mucoroides 787*.
Didinium, Chromosomenreduktion 218*.
— Stein **1116**.
— nasutum, ein Paramaecium anfallend 312*, 313*.
Didymidae 800.
Didymium 800.
— libertianum, Schwärmer 781*.
— praecox, Schwärmer 781*.
— serpula, Plasmodium 781*.
— — Sklerotium 783*.
Didymophyes Stein 984.
Didyomophyidae 982, **984**.
Differenzierung der Präparate 379.
Difflugia **740**.
— urceolata 740.
Difflugiengehäuse 738*.
Diffuse Infiltration 1000.
Dileptus 1117.
— anser 1118.
— gigas 1118.
— — Teilung 1105*.
Dimastigamoeba asini 708.
— equi 708.
Dimethylamidoazobenzol 99.
Dimorpha **712**.
— mutans 711*.
Dimorphismus, geschlechtlicher bei Coccidien 816.
Dinamoeba 425.
Dinenympha **605**.
— gracilis **605**.
Dinenymphidae 570, **605**.
Dinifera Bergh 427, **429**.
Dinobryon **410**.
— sertularia 411*.
— spirale 410*.
— tabellariae 410.
Dinoflagellata 398, **411**.
— Literatur 639.
Dinoflagellaten, parasitische 430.
— Stellung im System 421.
— tierische Ernährung 425.
Dinophysidae 429, **436**.
Dinophysis **437**.
— acuta 436*.
— ovum 72*.
Diplocolpus cristatus 309*, 772.
Diplodinium **433**, 1134.
— lunula 425*.
Diplosigopsis 67*, **475**.
Diplospora Lieberkühni, Spore 821*.
Discoidae **767**.
Discolithe 412.
Discolithen 413.
Discomorpha 1131.
— pectinata 320*, 1131*.
Discophrya 1153.
— Schwärmer 254*.
Discophryidae 1153.
Discosphaera tubifer 413*.
Disporea **1010**.
Distephanus speculum 410*.
Distomatina 398, 462, **621**.
— Literatur 655.
Dobellia **880**.
— binucleata **880**, 881*.
Dobellinae 826, **880**.
Dofleins Befruchtungstheorie 250.
Dofleinsches System der Protozoen 359.
Doliocystidae 981, 982, **990**.
Doliocystis Léger 990.
Doppelfärbungen 378.
Doppelkernigkeit der Protozoenzelle 265.
Dourine 497, 535.
Dreifuß der Nassellaria 772.
Drepanidium 87?.
Drepanospira 345.
Druckdifferenz als Reiz 133.
Druppula 767.
Dualismus der Protozoenkerne 265.
Dubosquia 1037.

Dubosquia Légeri 1043.
— Pérez 1043.
Dunkelfeldbeleuchtung 375.
Dysenterie 685.
Dysenterieamöbe 680, 688.
Dysenteriegeschwür 690*.
Dysenterische Geschwüre an einem Stück des menschlichen Darms 689*.

E.

Echinomera 985.
— hispida 966*, 984*.
— — Epimerit 981*.
— — Sporangium 347*.
— — Wachstumsstadien 972*.
Echinospora 849.
— Labbei, Spore 821*.
Ectoschiza 990.
Ehrenbergs Protozoenforschungen 305.
Ehrlichs Versuche mit Trypanosomen 291.
Eigenform bei der Teilung 145.
Einfektion durch Protozoen 331.
Eimeria 834, 838.
Eimeria avium 847.
— crystalloides 847.
— falciformis 838*.
— Faurei 849.
— gasterostei 846.
— mitraria 815, 823, 849.
— Pfeifferi 848.
— Prevoti 847*.
— propria 845*, 846*.
— ranarum 846.
— salamandrae 843, 844*.
— Schubergi 835, 836*.
— — Zeugungskreis 817*.
— Stiedae 839*, 840*, 841*.
— truncata 848.
— Wierzejskii 846.
Eimeridae 825, 826.
Eimerinae 826, 834.
Einfluß von Licht und Strahlen 353.
— — — Literatur 358.
— des Mediums 348.
— — Literatur 358.
— von Temperatur und Klima 354.
Einzelligkeit der Protozoen 256.
— — Literatur 299.
Eirmocystis 963*, 978.
— polymorpha 963*.
Eisballenkrankheit der Pferde 1068.
Eiweißkugeln 108.
Eiweißreservesubstanzen 108.
Eiweißverbindungen 6.
Eiweißverdauung 101.
Ektocyste 352.
Ektokommensalen 321.
Ektoparasiten 321.
Ektoplasma 11, 50.
— bei Gregarinen 961.
Ektosymbioten 321.
Ektozoen 321.
Elaeorhanis 722.
— cincta 722.
Elateren 782.
El Debab 498, 531.
Elektrische Reize 134.
Elektrizität 122.
Elementarkörperchen 394.
Elementarorganismen 267.
Elvirea 573.
Embadomonas 572.
— agilis 572.
— Alexeieffi 572.
Embryonen der Foraminiferen 730.
— der Suctorien 237, 254*, 1150.
Embryonenknospung der Suctorien 156.
Enchelidae 1115.
Enchelys 1115.
Enchelyodon 1116.
— farctus 1116.
— — Trichiten 313*.
Enchylema 7.
Encystierung 351.
— von Amoeba mira 664*.
— der Protozoen 352.
— und Entwicklung 238.
Endomyxis 281.
Endosphaera 1153.
Endospor 970.
Endosporeae 800.
Endothyra 755.
Endothyridae 750, 755.
Endotrypanum 490, 507, 552.
— Schaudinni 552*.
Endotoxine 334.
Energide 263.
Energiden 184.
Energiegewinnung anaerober Protozoen 104.
Entamoeba 671, 676.
— africana 680.
— — Kern 23*.
— blattae 697*, 698*.
— bovis 696.
— buccalis Prow. 693*.
— — Steinberg 695.
— coli 677*.
— — Autogamie 226*.
— — Verbreitungstabelle 680.
— dysenteriae 680, 681*, 682*, 683*.
— — Kern 24*.
— histolytica 680.
— Kartulisi 692.
— minuta 680.
— muris 694, 695*.
— nipponica 680.
— ranarum 695, 696*.
— testudinis 696.
— tetragena 680.
— tropicalis 680.
— undulans 694.
— urogenitalis 692.
Entkonjugierte Individuen 274.
Entocyste 352.
Entodinium 1132.
— bursa 1134.
— caudatum 1132, 1133*.
— dentatum 1134.
— minimum 1134.
— rostratum 1134.

Entokommensalen 321.
Entoparasiten 321.
Entoplasma 11.
— der Gregarinen 963.
Entoschiza 990.
Entosiphon **444**.
— sulcatum 443*.
Entosymbioten 321.
Entozoen 321.
Entwicklung 231.
— der Cnidosporidien 1001.
— der Gregarinen 964.
Entwicklungsgeschichte 230.
— der Volvociden 239.
Entwicklungsreiz 230.
Entwicklungsvorgänge 231.
Enzyme 6.
Ephelota 68*.
— gemmipara 1147*, **1152**, 1153.
— multiple Knospung 155*, 178*.
— totale Konjugation 210*.
Ephelotidae 1153.
Epimerit 961.
Epimeritformen von Gregarinen **981**.
Epispor 970.
Epistylis **1146**.
— plicatilis 1146.
— — Kern 17*.
— umbellaria 1141*, 1146.
Erbungleiche Teilung 221, 228.
Erdamöben 304.
Erdprotozoen 304.
Ernährung der Bakterien 391.
— der Flagellaten 395.
— der Foraminiferen 734.
— der Gregarinen 971.
— Literatur 139.
— der Protozoen 77.
— heterotropher Protozoen 86.
— der Sporozoen 812.
— der Trypanosomen 478.
Ernährungsanpassungen, Literatur 356.
Ernährungsorganellen, Literatur 75.
Ernährungsweise, Anpassung 311.
Erstickung von Protozoen 106.
Erythropsis **434**.
— agilis 433*.
Euchitonia 767.
Euchromulininae **403**.
Euchrysomonadina **403**.
Eucryptomonadidae **418**.
Eucyrtidium 774.
Eudorina **454**.
— elegans 454*.
— Fortpflanzung 201*.
— Stigma 130*.
Euglena **440**.
— farblos 83.
— Geißel 37*.
— acus 440.
— deses 81*, 440.
— gracilis 440.
— — farblose Form 83*.
— oxyuris 80*, 440*.
— Paramylum 82*.
— sanguinea 81, 440.
Euglena spirogyra 440.
— Stigma 130*, 131*.
— viridis 70*, 439*, **440**.
— — Cyste 351*.
— — Kernteilung 168*.
Euglenakulturen 370.
Euglenidae **439**.
Euglenoidina 398, **439**.
— Literatur 641.
Euglenoidinen, Ernährung 439.
Euglypha 33*, 740.
— Kernteilung 176*.
— Teilung 150*.
— alveolata 26*, 737*, **740**.
— — Cystenbildung 350*.
Eugregarinaria **974**.
Eulophomonas **609**.
— calotermitis **609**.
Eumonadidae **464**.
Euochromonadidae 403, **406**.
Euphysetta elegans 777*.
Euplotes **1140**.
— charon 1140.
— — Teilung 159*.
— harpa 1140*.
— — Fibrillen 49*.
— patella 1140.
— Teilung und Ergänzung 147*.
Euplotidae **1140**.
Eutreptia **441**.
— Teilung 152*.
— viridis 441.
Eutrichomastix serpentis 569*, 595.
Eutrichomonas serpentis, Stadien der Kern- und Organellenteilung 584*.
— — Vermehrungsstadium 587*.
Exkonjugant 206.
Exkretkörner 111.
Exkretkristalle 109, 112.
Exkretperlen 111.
Exkretion 108.
— Literatur 141.
Exkretionsorganellen 69.
— Literatur 75.
Exkretionsstoffe 111.
Exkretionsvakuolen 111.
Exospor 970
Exosporeae **799**.
Extrakapsuläre Weichkörper 759.
Extrathalame Verdauung 63.
Exuviaella 428.
— marina 72*, 428*.

## F.

Falle, chemische 128.
Färbetechnik 378.
Farblose Flagellaten 401.
Farbstoffe der Flagellaten 400.
— der Protozoen 80.
Färbungen 378.
Färbungsmethoden 14.
Fermentausscheidung der Parasiten 332.
Festigkeit des Protoplasmas 9.
Feuchte Kammer nach F. E. Schulze 366*.
Feuchtigkeitsbewohner 304.

Fette Oele 107.
Fettverdauung 101.
Fibrillen 49.
— kontraktile 46.
Fibrillenschicht 962.
Fieberdauer bei Malaria 927.
Fieberparoxysmus bei Malaria 926.
Fiebertypen bei Malaria 926.
Filopodien 33.
Filosa **738**.
Fischkrankheiten 1015.
— durch Trypanoplasmen 499.
Fischparasiten 1114.
Fischtrypanoplasmen 499, 546, 563.
Fischtrypanosomen 546.
Fixierung von Präparaten 376.
Flagellaten 395.
— ciliatenähnliche **636**.
— Entwicklung 236.
— s. a. Mastigophoren.
— Parasitismus 490.
— pathogene Bedeutung 490.
— als Schleimhautparasiten 491.
— Zusammenhänge 397.
Flagellatendiarrhöe 492.
Flagellatendysenterie 492.
Flagellatenkulturen 370.
Flagellatensystem 397.
Flagellen 37.
Flecktyphus, Gebilde in roten Blutkörperchen 954*.
— angebliche Parasiten 953.
Fledermaustrypanosomen 523.
Fleischextrakt als Nährlösung 364.
Fließen der Amöben 116.
Fließende Bewegung 32.
Floh, Ueberträger des Rattentrypanosoms 520.
Flöhe als Ueberträger 502.
Fluoreszenzwirkung 353.
Flüssigkeit des Protoplasmas 9.
Flüssigkeitsströme als Reiz 133.
Foaina **600**.
— gracilis 600*.
Folgeerscheinungen der Befruchtung 230.
Folliculina **1131**.
— ampulla 1131.
— — von der Rückenseite 308*.
Foraminifera 659, **726**.
Foraminiferen, bodenbewohnende und schwebende 310.
— fossile 285.
— Literatur 808.
Form und Entwicklung, Literatur 298.
Formänderung, experimentelle 254.
Fortpflanzung 144.
— der Amöbinen 661.
— bei den Ciliophoren 1104.
— der Cnidosporidien 1001.
— der Coccidien 816.
— der Dinoflagellaten 426.
— der Flagellaten 395.
— der Foraminiferen 730.
— der Gregarinen 964.
— der Hämogregarinen 868.
— der Hämosporidien 883.
Fortpflanzung der Mycetozoen 779.
— der Protozoen, Literatur 294.
— der Radiolarien 759.
— der Sporozoen 813.
Fortpflanzungsanpassungen 346.
— Literatur 357.
Fortpflanzungsketten von Nosema bombycis 1051*.
Fortpflanzungstheorien 271.
Fossile Protozoen 285.
Freie Kernbildung 259, 264.
Fremdkörpergehäuse 58.
Fremdkörperskelette 55, 57*.
Frenzelina 983.
Frequenz der kontraktilen Vakuolen 110.
Frequenzbestimmungen für Geißeln und Wimpern 116.
Frischkern 203.
Frontonia **1119**.
— leucas 1118*, 1119.
Froschtrypanosoma, Gegenimmunität 343.
— als Typus der Gattung **513**.
Fruchtbarkeit der Parasiten 328.
Fruchtkörper der Mycetozoen 783.
Fruchtkörperbildung bei Mycetozoen 782.
Fuligo Haller 800.
— varians 800.
— — Teil eines Aethaliums 801*.

## G.

Gallenbildung durch Plasmodiophora 788.
Gallenblasenparasiten 1010.
Gallenfieber der Pferde 947.
Gallertgehäuse 58.
Gallertschicht bei Gregarinen 961.
Galvanischer Reiz 134.
Galvanotaxis 135.
Gambiafieber 498, 531.
Gameten 188.
— der Gregarinen 966*.
— der Protozoen 211.
— von Paramoeba pigmentifera 703*.
— Parthenogenese 212.
— Reifung 215.
— spezifische 211.
Gametenanlockung 220.
Gametenbildung bei Gregarinen 967*.
— bei Stylorhynchus longicollis 964*.
Gametendifferenzierung 197, 198.
Gametogonie 192.
Gärung, tierische 106.
Gas und Bewegung 120.
Gastrocystis Gilruthi **1075***.
Gastrostyla Steinii 1139.
Gattina 1052.
Gegenimmunität 342.
Gehäuse 57.
— der Foraminiferen 727.
— von Difflugien 738*.
Gehirnabszesse bei Amöbenruhr 689.
Geißelbau 119.
Geißelbewegung 38, 119.
Geißelinfusorien 395.
Geißelinsertion 39.
Geißelteilung 153.

Geißelverankerung 119.
Geißeln 37.
— der Bakterien 390.
— der Flagellaten 399.
Gelatinierungsdruck 118.
Gelbes Fieber, angebliche Parasiten 953.
Gel- und Solzustand des Plasmas 53.
Gemischte Kulturen 367.
Geneiorhynchus 986.
Generationswechsel 241, 813.
— bei Radiolarien 760.
Geniorrhynchus Monnieri, Epimerit 981*.
Geographische Verbreitung der Amöben 671.
— — der Protozoen 304.
Geotaxis 135.
Gerberlohe, chemotaktische Wirkung 128.
Gerda Clap. u. Lachm. 1144.
Gerüstplasma 6.
Gerüstsubstanz des Protoplasmas 6.
Geschlechtliche Unterschiede der Agameten bei Hämosporidien 886.
— Vorgänge bei Amöben 662.
— — bei Flagellaten 400.
— — bei Plasmodiophora 790.
— — Vorkommen 271.
Geschlechtskern 265.
— der Ciliophoren 1104.
Gewebeparasiten 323.
Gewebeparasitismus der Cnidosporidien 999*.
Gewicht von Paramaecium 115.
Gewöhnung an Salzkonzentrationen 349.
Giarda 628.
Gift der Pseudopodien 88.
— von Protozoen 312.
Giftausscheidung bei Parasiten 332, 333.
Giftfestigkeit 342.
Giftgewöhnung bei Protozoen 292, 293.
Giftwirkung der Malariaplasmodien 928.
Gilruthcyste 1075.
Glanzkörper bei Pelomyxa 700.
Glaucoma **1119**.
— scintillans 1119.
Glenodium **430**.
— cinctum 430.
Globigerina **756**.
— bulloides 310*.
— sp., makrosphärisches Individuum 748*.
Globigerinen als Schwebformen 310.
Gloeodinium **438**.
— montanum 438*.
Glossina morsitans 496, 501*.
— palpalis 500*.
Glugea **1037**.
— anomala **1037**, 1038*.
— bryozoides **1040**, 1041*.
— destruens 1039, 1040*.
— Hertwigi 1039.
— lophii **1041***.
— stegomyiae **1043**.
Glugeidae 1037.
Goniodoma **435**.
— acuminatum 435*.
Gonium **452**.
Gonium, Furchung 239*.
— Kolonie 268*.
— pectorale 451*.
— sociale 451*.
Gonospora 978.
— Centrosomen 183*.
Gonyostonum 460.
— semen, depressum 460*.
Goussia **834**.
— motellae, Spore 821*.
Granellare 757.
Gregarina blattarum **982***, 983*.
— cuneata 983, 984.
— — Entwicklung 972*.
— — Sporangienbildung 348*.
— longa, Epimerit 981*.
— Munieri 983.
— — Cyste 973*.
— ovata 983.
— — Chromosomen 968*.
— — geschlechtliche Fortpflanzung 970*.
— — Gamet 966.
— — Gametenbildung 967*.
— polymorpha 961*, 983.
— Syzygie 220*.
Gregarinae **960**
Gregarinen, Anisogamie 197*.
— Centrosomen 182.
— im Darm einer Mehlkäferlarve 322*.
— Entwicklung 964.
— Isogamie 193.
— Literatur 1097.
— Morphologie 961.
— Parasitismus 971, 973.
— Sporangienbildung 239.
Gregarinenbewegung 45.
Gregarinensporen, etwas schematisiert 969*.
Gregarinidae 814, **982**.
Gromia **741**.
— Dujardini 741.
— oviformis **741***.
Größe der Protozoen 5.
— der Rhizopoden 657.
Größenverhältnisse bei der Regeneration 250.
Grundgesetz, biogenetisches 255.
Guarnierische Körper 394.
Gurleya 1043, **1047**.
— Francottei 1047*.
— Légeri 1036, 1048.
— tetraspora 1048.
Guttulina **786**.
— protea 786*.
Guttulinidae 785, **786**.
Guttulinopsis 786.
Gymnidinioides. Kopulationskette 157*.
Gymnodinidae **429**.
Gymnodinium **429**.
— fuscum 422*, 429.
— pulvisculus 431*.
— rhomboides 430*.
— roseum 431*.
— spirale 430*.
Gymnonympha **619**.
— zeylanica 619*.

Gymnosphaera **722**.
— albida 722.
Gymnospore 244.
Gymnostomata 1108.
Gyrocoridae **1131**.
Gyrocoris **1131**.
— oxyura 1131.
Gyromonas **622**.
— ambulans 622*.

## H.

Haarfortsätze bei Gregarinen 975.
Habitus und Lebensweise der Protozoen 307.
— — — Literatur 356.
Häckersches Tripyleensystem 775.
Hämatochrom 81.
— Bewegung auf Lichtreiz 81, 129.
— der Phytomonadinen 445.
Haematococcus **449**.
— Bütschlii 448*.
— pluvialis 449*, 450*.
Haemocystidium 896, **922**.
— diploglossi 923.
— mabuiae 923.
— Mesnili 923.
— Metschnikowi 922.
— najae 923.
— Roumei 923.
— Simondi 922.
— testudinis 923.
— tropiduri 923.
Hämoglobinurie bei Malaria 926.
— des Rindes 946, 954, 957, 958.
Haemogregarina Danilewsky **867**.
— Labbéi Börner 868*.
— Lutzi 870*.
— nicoriae **871**.
— serpentinum 870.
— Stepanowi **871**.
— — Entwicklung 868*, 869*.
— Thomsoni Minchin 868*.
Haemogregarinae **867**.
Hämogregarinen 824.
— als Coccidien 824.
— der Säugetiere 875.
Haemogregarininae 826.
Hämolyse bei Parasitismus 333.
Hämolysin im Körper von Balantidium coli 333.
Hämolysine 333.
Haemophysalis Leachi 943.
— punctata 946.
Haemoproteidae **887**.
Hämoproteiden 886.
— Bedeutung für Abstammung der Hämosporidien 924.
Haemoproteus **887**.
— agamae 896.
— columbae 888*, **890**.
— Danilewskyi **891***, 892*, 893*, 894*, 895*.
— fringillae 896.
— Mansoni 896.
— noctuae 889*, **890**.
Haemoproteus oryzivorae **895***.
— syrnii 896.
Haemosporidia 815, 882.
Hämosporidien, Abstammung 923.
— Geschlechtsformen 886.
— Literatur 1092.
— Parasitismus und pathogene Bedeutung 923.
— Ueberträger 885.
— Wirtswechsel 882.
Halbmonde 884.
Haliphysema **751**.
— Tumanowiczii 751*.
Halteria Duj. **1132**.
— grandinella 1132.
Halteridien 887.
Halteridium 887.
Halteriidae **1132**.
Haplodinium **428**.
— antjoliense 428*.
Haplosporidia **1076**.
Haplosporidien, Literatur 1103.
Haplosporidium **1080**.
— scopoli, Spore 1081*.
— heterocirri, Spore 1031*.
— limnodrili 1081*, 1082*.
— Marchouxi 1080*.
Haplosporiidae **1080**.
Haptophrya, Kettenbildung 157*.
Hansensche Objektträger 377.
Harnblasenparasit 1016.
Harnsäure 112.
Hartmannsche Theorie der polyenergiden Kerne 263.
Hartmannsches System der Protozoen 360.
Hastigerina **756**.
Hauptgeißeln 399.
Hauptkern 1104.
— bei der Regeneration 249.
Hauptvakuole 70.
Hautparasiten 324.
Heilmittel gegen Babesiosen 959.
— gegen Trypanosomen 505.
Heilung, natürliche 343.
Heißwasserbewohner 354.
Helioflagellidae **711**.
Heliozoa Haeckel 659, **707**.
— s. str. **721**.
Heliozoen, Literatur 806.
Hemiclepsis marginata 515.
Henneguya 1020, 1031.
— acerinae **1033***.
— oviperda 1031.
— psorospermica **1031**.
— — Spore 1007*.
— sp., Spore 1010*.
— Zschokkei **1032***.
Hepatozoon **874**.
— canis 876*, **877**.
— criceti 876.
— gerbilli 876.
— jaculi 876.
— muris 876*.
— perniciosum **874**.
Herkunft der Infusionstiere 317.

Hernienzelle, erfüllt mit Cysten von Plasmodiophora 792*
Herpetomonaden in Insekten 505.
Herpetomonadidae 462, **476**.
Herpetomonadiden, Literatur 649.
Herpetomonas 490, **507**.
— algeriense 511.
— calliphorae 510*.
— campanulata 511, 512.
— culicis 504*, 511.
— Davidi 512.
— drosophilae 511*, 512*.
— gerridis 509*.
— gracilis 510*.
— hyalommae 509*.
— melophagia 510*.
— Mesnili 512.
— minuta 511, 512*.
— muscae domesticae 508*, **511**.
— pediculi 510*.
— rubrostriatae 508*.
— subulata 510*.
Hertwigs Befruchtungstheorie 278.
Heterodermidae 801.
Heteropole Kernteilung 178.
Heteromita lacertae 31*, 571*.
Heterotricha 1109, **1123**.
Heterotroph 78
Hexactinomyxon psammoryctis, Spore 1055*.
Hexamastix **598**.
— batrachorum 598*.
Hexamitus **624**.
— batrachorum 624.
— crassus 623*, 626.
— fissus 623*, 626.
— fusiformis 625*.
— inflatus **625**.
— intestinalis **626***.
— muris **627**.
— ovatus 624.
Hippobosciden als Ueberträger 502.
Histoplasma capsulatum 558.
Hoferellus 1020, **1033**.
— cyprini **1033**, 1034*.
Van't Hoffsches Gesetz 186.
Höhe der Organisation Einzelliger 267.
Hologameten 190.
Holomastigidae **637**.
Holomastigotes **620**.
— elongatum 621*.
Holomastigotidae 609, **619**.
Holomastigotoides **620**.
— Hertwigi **620**, 621*.
Holophrya 1115.
Holophytisch 78.
Holophytische Formen, Kulturen 370.
Holotricha 1109, **1110**.
— gymnostomata 1115.
— primitive Formen 1111.
— trichostomata **1119**.
— typische Formen 1115.
Holozoisch 86.
Honigbiene, Darmwand, infiziert mit Nosema apis 1053*.
Hoplorhynchus 986, 989.
Hüllen 56.
— der Heliozoen 708.
Hüllbildung nach Befruchtung 229.
Hüllbildungen, Chemie 56.
Hungereinfluß auf Kern 276.
Hyalobryon ramosum 411*.
Hyalodiscus H. u. S. 719.
Hyaloklossia 864.
— Pelseneeri 864.
Hydruridae **416**.
Hydrurus foetidus 416*.
Hymenomonadidae 402.
Hymenomonas roseola **406**, 407*.
Hypermastigina 398, 462, **606**.
— Literatur 654.
Hyperregeneration 250, 251.
Hypnococcus 495.
Hypnodinium **433**.
— sphaericum 433*.
Hypocomax 1150, 1153.
Hypocomidae **1150**, 1153.
Hypotricha 1109, **1138**.

## I.

Ichthyophonus Hoferi 1078.
Ichthyophthirius **1113**.
— multifiliis **1113**, 1114*.
Ichthyosporidium **1077**.
— gasterophilum 1078.
— giganteum **1079***.
— Hertwigi 1079.
— phymogenes 1078.
Ikterohämaturie 947.
Ikterus, infektiöser, bei Hunden 943.
Immobilisine 341.
Immunisierung bei Texasfieber 958.
Immunität 322.
— gegen Malaria 928.
Immunitätsreaktion bei Protozoeninfektionen 335.
Immunserum 337.
Imperforata 750.
Import 91.
Inanition bei Paramaecium 275*.
Infektion der Insekten mit Flagellaten 492.
— der Ovarialeier von Anopheles 933.
— labile 338.
— mit Entamoeba coli 679.
— mit symbiotischen Algen 85.
Infektionsquellen 339.
Infektionsweise der Trypanosomen 487.
Infektiöse Periode bei Tsetse 740.
Infiltration, diffuse 1000.
Infusionen 316, 365.
— Organismenfolge 318, 319*.
— Tierfolge 316.
Infusionstiere 315.
— Ernährungsanpassungen 316.
Infusorien, sapropelische 320.
Infusorien, Regeneration 249.
— Transplantation 252.
Initialkörper 394.
Intervalle der sexuellen Vorgänge 282.
Intracelluläre Symbiose 490.

Invagination 92.
Inzucht 227.
Isochrysididae 403, **406.**
Isogameten 188.
Isogamie 188.
— der Gregarinen 966, 968.
Isospora **831.**
— bigemina **831***.
— Lacazei **332.**
— Lieberkühni **333***.
— Mesnili 833.
— rara **831***.
Isosporen von Radiolarien 764*.
Isosporinae 826, **831.**
Isotricha **1122.**
— intestinalis 1123.
— prostoma **1122***.
Isotrichidae **1121.**
Ixodes ricinus 943, 944, 946.
Ixodiden 959.

**J.**

Jodophile Vakuole 1020.
Joenia **615.**
— Fibrillen 54*.
— annectens **615***.
Joeniidae 609, **615.**
Jugendstadien bei Protozoen 253.

**K.**

Kala-Azar 507.
Kaliumphosphat, chemotaktische Wirkung 128.
Kalkschalen 60.
Kaltwasserprotozoen 306.
Kammern, feuchte 365.
Kammerung der Foraminiferen 61.
Kammerwände der Foraminiferen 55.
Kaninchencoccidium 839.
Kapselmembran der Radiolarien 759.
Karotin 80.
— der Stigmen 131.
Karpfen, pockenkrank 1027*.
— Schnitt durch eine Hautgeschwulst 1028*.
Karpfennierenparenchym, infiziert durch Myxobolus 1026*.
Karyolysus **871.**
— Bedeutung für Hämosporidienabstammung 923.
— lacertarum 872*, 873*.
Karyomastigont 570, 602.
Karyosom 22.
Karyosoma, Teilung 163.
Karyosome, Literatur 73.
Karyosomhantel 166.
Kaulquappenform bei Trypanosoma 531.
Keimesinfektion durch Protozoen 330.
Keimkörner von Pelomyxa 700.
Keimplasma 272.
Kentrochona 1141.
— Kernknospung 178*.
Kentrochonopsis 155, 1141.
Kern 11.
Kern, lokomotorischer 31.
— von Amoeba proteus 660*.
— und Plasma 180.
— und Plasmateilung, Literatur 295.
Kerne der Amöben 660.
— der Flagellaten 400.
— massige 12.
— bläschenförmige 12.
Kernbildung, freie 259.
Kernenchylema 15.
Kerndualismus 265.
Kernfarbstoffe 14.
Kerngerüstsubstanz 15.
Kernknospung 177.
— Literatur 295.
— multiple 178.
Kernlose Organismen 389.
— Protozoenstücke 248.
— Zellen 256*.
Kernmembran 15.
Kernparasiten 324.
Kernparasitismus bei Eimeria salamandrae 846.
— von Cyclospora im Maulwurfdarm 323*.
Kernplasmarelation 274.
Kernplasmaspannung 274.
Kernsaft 15.
Kernsubstanzen 11.
Kernteilung 158.
— Literatur 295.
— multiple 177.
— und Plasmateilung 179.
Kernteilungsspindel bei Stylorhynchus longicollis 966*.
Kernteilungstheorien 172.
Kernvermehrung bei Orosphäriden 764.
Kernwachstum 274.
Kernzelle 256.
Kerona pediculus **1139.**
Kettenbildung bei Ceratien 291*.
— bei Teilung 156.
Kieselsäure als Skelettsubstanz 55, 59.
Kinderkrankheit Babesiose 957.
Kinderkrankheiten bei Protozoeninfektionen 338.
Kindermalaria 338, 928, 934a.
Klebkörner 45.
Kleinraubtiere 315.
Klimaeinfluß 354.
Klossia **865.**
— helicina **865***.
Klossiella muris **853.**
Knospenbildung bei Acanthocystis aculeata 709*.
Knospung 144. 154.
— multiple 154.
— bei den Radiolarien 761.
— der Suctorien 1149.
Kohlehydrate, chemotaktische Wirkung 128.
Kohlehydratverdauung 101.
Kohlensäure, chemotaktische Wirkung 128.
Kohlensäureabscheidung 103.
Kohlhernie 789.

Kohlwurzel, Querschnitt, infiziert mit Plasmodiophora 790*.
Kolonialindividuen 269.
Kolonie von Collozoum inerme 768*.
Koloniebildung 268.
Kombination von Malariatypen 928.
Kommensalen 321.
Kondensation der massigen Kerne 162.
Konjuganten 202.
— verschiedene Größe 221.
Konjugation 188, 202.
— anisogame 207.
— isogame 202.
— partielle 207, 209.
— totale 207, 209.
— bei Paramaecium caudatum 1106*.
— der Infusorien 1106*.
— der Peritrichen 207.
— der Suctorien 209.
Konjugationsbedürftigkeit 278.
Konjugationsdauer 207.
Konjugationsfortsätze 221.
— der Suctorien 209.
Konjugationsketten 157.
Konjugationskern 203.
Konjugationsreife 278.
Konjugationsvorgang, Dauer 207.
Konservierung von Präparaten 376.
Konsistenzverhältnisse des Amöbenplasmas 660.
Kontaktreize 133.
Kontraktile Vakuolen 69.
— — Rückbildung 109.
— — der Amöben 661.
Kopulation 188.
— anisogame 195.
— isogame 189.
— der Trypanosomen 485.
— von Amoeba diploidea 664*.
— von Polystomella crispa 734*.
Körnchenströmung 35.
Körperhülle, Einfluß auf Teilung 148.
Kosmopolitische Protozoen 305.
Krabbencoccidien 857.
Kraftwechsel 113.
Kragen 67.
Krankheitserreger 332.
Krankheitsverlauf bei Coccidiose 823.
Kreuzlähme 535.
Kristallschwärmer 765.
Krokodiltrypanosoma 542.
Kultur der Malariaparasiten 373.
Kulturen von Amöben 367.
— des Amöbenstadiums von Vahlkampfia auf Agarplatte 369.
— von Blutparasiten 371.
— aus Erde 304.
— von holophytischen Formen 370.
— des Malariaparasiten 374, 934b.
— von Protozoen 365.
— von Zellparasiten 372.
Kulturflüssigkeiten für Amöben 368.
— für Flagellaten 370.
Kulturformen von Trypanosomen 504*.
— von Trypanosoma rotatorium 515*.
Kulturnachweis der Trypanosomen 494.
Küstenfieber 952.
Kyrtodinidae 429.

L.

Labile Infektion 338.
Labyrinthula **720**.
— Cienkowskii 720*.
— macrocystis 720.
— vitellina 720.
Labyrinthulidae **719**.
Lacrymaria, Anisogamie 221*.
— Ehrb. 1116.
Lagena **755**.
— hispida 755*.
— plumigera 755*.
Lagenophryinae **1147**.
Lagenophrys ampulla 1147.
— St. 1147.
Lagynion 415.
Lamblia **628**.
— Artenzahl 632.
— Fibrillen 54*.
— agilis 632.
— cuniculi 632.
— duodenalis 632.
— intestinalis **628**, 629*, 631*.
— microti 629*, 632.
— muris 632*.
— sanguinis 632.
Lamprosacrales 801.
Längsgeißel 422.
Längsteilung 146, 151.
— der Achsenstäbe 569.
Lankesterella **878**.
— minima **878**, 879*.
— monilis 880.
— ranarum 878*.
— tritonis 880.
Lankesteria **979**.
— Bildung der Kernspindel 271*.
— Fortpflanzung 193*.
— ascidiae **979**, 980*.
— — Zeugungskreis 962*.
Larcoidae 767.
Läuse als Ueberträger 502.
Laverania 896.
— malariae **902**.
Leben und Tod 281.
Lebende Substanz 77.
Lebensweise der Protozoen 307.
Leberabszesse bei Amöbenruhr 689.
Legendrea bellerophon mit Trichocysten 314*.
Legerella **861**.
— nova **861***, 862*.
— testiculi 862.
Legerellinae 861.
Legerinella 826, **861**.
Leidyonella **619**.
— cordubensis **619**.
Leishmania 490, **552**.
— Donovani **552**, 553*, 554*.
— — Uebertragung 555.
— farciminosa 558.
— infantum **557**.

Leishmania infantum, Uebertragung 558.
— sudanense 558.
— tropica **555**, 556*.
— — Uebertragung 557.
Leishmaniaparasitismus 506.
Leishmanien 507.
— Literatur 650.
Leishmaniosen 507.
Lentospora **1030**.
— cerebralis 1030*.
Leocarpus 800.
Lepochromonadinae **409**.
Lepochromulina calyx 405*.
Leptodiscus **635**.
— medusoides 635*.
Leptomonaden 506.
Leptomonas muscae domesticae 481*.
Leptophrys H. 719.
Leptotheca **1011**.
— agilis 1007*, **1011**, 1012*.
Leuchten der Protozoen 121.
Leuciscus, infiziert mit Myxobolus piriformis 1029*.
Leucocytogregarina 874.
— perniciosa 876.
— ratti 876.
Leucocytozoinae 826, **854**.
Leucocytozoon **854**.
— Caulleryi 856.
— Lovati 856*.
— Neavei 856.
— piroplasmoides 558, 954.
— Ziemanni 855*.
Leucophrys 1119.
— patula 1119.
Leukocytenparasiten der Säugetiere 874.
Leukoplast 32.
Leukosin 107, 401.
Leydeniaform von Chlamydophrys stercorea 744*.
Leydenia gemmipara **743**.
Licea 801.
Liceidae 801.
Lichteinfluß 353.
Lichtfallen 137.
Lichtintensitäten, Wirkung 132.
Lichtproduktion 121.
Lichtreiz 129.
Licnophora **1141**.
Licnophoridae **1141**.
Licogala Mich. 802.
Licogalidae 802.
Lieberkühnia 92*, **746***.
— Wagneri 746.
Lieberkühnidae **1132**.
Linellen 757.
Linien, reine 289.
Linsen bei Stigmen 130*.
Lionotus 1117.
— anser 1117.
Lipase 100.
Lipoide 6.
— Substanzen 6, 11, 126.
Literatur über Babesien 1095.
— über Biologie der Protozoen 355.
— über Bodoninae 653.
Literatur über Chrysomonadina 638.
— über Ciliophoren 1154.
— über Cnidosporidien 1097.
— über Coccidien 1088.
— über Cryptomonadinen 639.
— über Cystoflagellata 655.
— über Dinoflagellata 639.
— über Distomatina 655.
— über Euglenoidina 641.
— über Foraminiferen 808.
— über die Fortpflanzung der Protozoen 294.
— über Gregarinen 1097.
— über Hämosporidien 1092.
— über Haplosporidien 1103.
— über Heilmittel gegen Trypanosomen und über allgemeine Ergebnisse der therapeutischen Forschung 652.
— über Heliozoen 806.
— über Herpetomonadiden 649.
— über Hypermastigina 654.
— über Leishmanien 650.
— über Mastigamöben 806.
— über Mastigophoren 638.
— über allgemeine Morphologie der Protozoen 72.
— über Mycetozoen 807.
— über Parasitismus und pathogene Bedeutung der Protozoen 356.
— über allgemeine Physiologie der Protozoen 138.
— über Phytomastigina 638.
— über Phytomonadina 640.
— über Polymastigina 653.
— über Protomonadina 642.
— über Radiolarien 810.
— über Rhizopoden 803.
— über Sarcosporidien 1102.
— über Sporozoen 1088.
— über Stechfliegen 1095.
— über die Systematik der Protozoen 362.
— über Technik der Protozoenforschung 383.
— über Trypanosomen und nächste Verwandte 643.
— über Tsetsefliegen 652.
— über Zoomastigina 642.
Lithocolla **723**.
Lithocystis 978.
— Schneideri 973*, 978.
— — Cyste 973*.
Litholophus 772.
Lithoptera elegans 773*.
Lithosphaerella **723**.
Lobopodien 32.
Lobosa **738**.
Lohblüte 800.
Lokalvariationen 287.
Lokomotorische Kerne 31.
Lophius piscatorius, infiziert durch Glugea lophii 1042*.
Lophomonadidae **609**.
Lophomonas **610**.
— blattarum **610***, 612*.
— striata **613**, 614*.

Loxodes 1117.
— rostrum 1117.
Luftverbreitung der Protozoen 317.
Lungenabszesse bei Amöbenruhr 689.
Lungengangrän, Cercomonaden 465.
Lycogala epidendron, Entwicklungsstadium eines Plasmodiums 781*.
Lymphangitis 954.
Lymphdrüsenschwellung bei Schlafkrankheit 495.
Lymphocystis Johnstonei 1087*.
Lymphosporidium **1056**.
— equi 558, 954.
— truttae 1037.
Lysine 341.

**M.**

Magensaftverdauung der Kernsubstanzen 13.
Makrogameten 213, 214*.
Makronucleus 203, 1104.
— bei der Regeneration 249.
Makroschizont von Dobellia binucleata 881*.
Makrosphärische Formen der Foraminiferen 730.
Makrosphärisches Individuum von Globigerina sp. 748*.
Mal de Caderas 498, 535.
— de la Zousfana 498.
Makrosporen von Radiolarien 764*.
Malaria 901, 925.
— bei Affen 919, 930.
— Fieberdauer 927.
— Immunität 928.
— Rezidive 929.
— Spontanheilung 929.
— Verbreitung der menschlichen Fieberarten 934b.
— Vererbung der Infektion 933.
— der Vögel 900.
Malariakulturen 934.
Malariaparasiten, Abstammung 923.
— Arten 934a.
— der Fledermäuse 921.
— bei Kaltblütern 922.
— Kultur 373.
— Mengen 925.
— Sitz am Erythrocyten 924.
— Züchtung 934.
Malariaprophylaxe 934.
Malariaübertragung 930, 931.
Malignant jaundice 943.
Mallomonadinae **405**.
Mallomonas **405**.
— caudata 407*.
— Ploesslii 407*.
Malpighiella **701**.
— refringens **701***.
— sp. 702.
Manganverbindungen, chemotaktische Wirkung 128.
Männliche Gameten 215.
Margarita Lister 802.
Margaritidae 802.
Mariona Marionis 1036*.
Marksubstanz der Heliozoen 708.
Maschenstadium bei Ceratiomyxa 799.
Massige Kerne 12, 19.
— — Teilung 160.
Mastigamoeba **705**.
— aspera 705*.
— invertens 39*, 705*.
— Literatur 806.
Mastigella, Geißelansatz 120*.
— freie Kernbildung 260*.
— Frenzel **706**.
— vitrea 703.
— — Geißel 34*.
Mastigina Frenzel **706**.
— setosa 706*.
Mastigophora 395.
Mastigophoren, Begeißelungsverhältnisse 399*.
— Literatur 638.
— Organisation 396.
— s. a. Flagellaten.
Maulwurfdarmepithel, infiziert mit Cyclospora caryolytica 822*.
Maurersche Fleckung 905, 935.
Mbori 498, 531.
Mechanik der Aufrollung von Algenfäden in Amöben 97*.
— der Nahrungsaufnahme 96.
Mechanische Reize 133.
— Schädigung durch Parasiten 333.
Medium, Einfluß 348.
Medusetta ansata 777*.
Medusettidae **778**.
Meeresprotozoen 306.
Meerleuchten der Dinoflagellaten 427.
Meerwasser, Wirkung auf Protozoen 349.
Mehrfachbefruchtung, Verhinderung 229.
Melanämie bei Malaria 925, 926.
Melanin 926.
Melanosom 426.
Membran der Bakterien 390.
Membranellen 43.
Membranen 56.
— undulierende 43, 478.
Membranulen 43.
Menacineta 1150.
— mystacina 1150.
Menacinetidae **1150**.
Menospora Léger 989.
Menosporidae 982, **989**.
Menschensarcosporidien 1071.
Menschliches Darmstück mit dysenterischen Geschwüren 689*.
Merogameten 191.
Merogregarina 994.
— amaroucii 994.
Merogregarinidae 990, **994**.
Merozoit 244.
Mesenterialdrüseninfektion bei Amöbenruhr 689.
Mesojoenia **617**.
Mesostigma **450**.
— viride 79*, 450*.
Metabolie 51.
Metachromatische Körner 108.

Metacineta 1153.
— Metamorphose 237*.
Metagam 243.
Metamorphose der Suctorien 237.
Methylgrün als Kernfarbstoff 14.
Michaelsarsia splendens 413*.
Micrococcus sp. 390*.
Microglena punctifera 79*, 399*, 405.
Microgromia **741**.
— Teilung 151*.
— socialis 741.
Microjoenia **617***.
Microsporidia 998, 1008, 1035.
Microthoracidae **1119**.
Microthorax **1119**.
Mieschersche Schläuche 1060.
Mikrochemische Reaktionen der Kernsubstanzen 13.
Mikrogameten 212, 213*.
Mikroglossia 1087.
Mikronucleus 203, 1104.
— Teilung 175.
Mikroschizogonie von Dobellia 880.
Mikroskopische Untersuchungstechnik 373.
Mikrosphärische Formen der Foraminiferen 730.
Mikrosporen von Radiolarien 764*.
Mikrosporidia 998, 1035.
Miliolina **754**.
Miliolinidae 750, **753**.
Milzruptur der Rinder 946.
Minchinia 864.
— chitonis 865.
— — Spore 821*.
Minimalgröße bei der Regeneration 250.
Mitose 159.
Mitosetypen 159.
Molva vulgaris 1030.
Monadinae 464, **468**.
Monas **469**.
— communis 467.
— vivipara 469.
— vulgaris 468*, 469.
Moneren 259, 389.
Monobia **721**.
— confluens 721.
Monocercomonas **579**.
— bufonis **580**, 581*.
— colubrorum **580**.
— melolonthae **579**, 580*.
Monocystidea 974.
Monocystideen 964.
Monocystis **974**.
— Centrosomen 183*.
— Chromosomen 175*.
— Chromosomenreduktion 218*.
— Isogamie 194*.
— Syzygien 194*.
— agilis 977*.
— clymenellae 977*.
— lumbrici 976, **977***.
— magna 975, **978**.
— porrecta 976.
— rostrata 976.
— — Centrosomen 29*, 966*.
Monocystis rostrata, Chromosomenreduktion 968*.
— sp. 976*, 977*.
Monocystisarten des Regenwurmhodens **975**.
Monokaryon 264.
Monont 244.
Monophag 312.
Monosiga **473**.
— Stiel 59*.
Monospora 990.
Monosporogenea 1037, **1048**.
Monothalamen 61.
Monothalamia **736**.
Monstra 252.
Morphin 126.
Morphologie der Protozoen, Literatur 72.
Moskitotheorie von Ross 931.
Müllerschcs Gesetz 770.
Multicilia **637**.
— lacustris 636.
— marina 637.
Multiple Fortpflanzung der Amöben 661.
— Kernknospung 178.
— Kernteilung 177.
— Teilung 153.
— — Literatur 295.
— — bei Trichomonas 586.
Multiplicia 1060.
Multiplikative Fortpflanzung 813.
— Vermehrung 329.
Mundapparat, Beweglichkeit 66.
Mundlosigkeit von Parasiten 326.
Murrina 536.
Muskelfasern, quergestreifte 49.
Mutation bei Ceratien 291*.
Mycetosporidium 788, **797**.
— talpa **797**.
Mycetozoa 659, **778**.
— s. str. **798**.
Mycetozoen, Ernährung 781.
— Literatur 807.
Myocyt 962.
Myoneme 47.
— der Trypanosomen 477.
Myophrisken 49.
Myxamöben **778**.
Myxidium **1015**.
— multiple Knospung 146*.
— bergense 1016.
— — aus der Gallenblase von Gadus virens 1006*.
— inflatum 1016.
— Lieberkühni 1009*, **1015***.
Myxidiidae **1015**.
Myxobolidae 1015, **1019**.
Myxoboliden, Sporenentwicklung 233*.
Myxobolus **1020**.
— Parasitismus 1021.
— aeglefini 1030.
— cyprini **1026***.
— ellipsoides 1021*.
— Fuhrmanni 1030.
— Lintoni **1025**, 1026*.
— minutus 1021*.
— Mülleri 1030.

Myxobolus neurobius 1029*.
— Pfeifferi 1002*, 1003*, **1022***, 1024*, 1025*.
— — intracelluläres Stadium 1006*.
— — Gameten 1007*.
— — Kern 25*.
— piriformis 1030.
— unicapsulatus 1030.
— sp., Spore 1010*.
Myxobolusspore, Schema 1009*.
Myxocystis 1037.
— ciliata 1043.
— Mrzázeki 1043.
Myxoflagellat von Stemonitis flaccida 779*.
Myxoflagellaten **779**.
Myxogasteres 785, 788, **798**.
Myxomyceten **778**.
— Sporangienbildung 239.
Myxomycetes s. str. **798**.
Myxosoma Dujardini 1020*.
Myxosphaera coerulea, Isospore 764*.
Myxosporidia 998, 1008, **1009**.
Myxosporidien, Entwicklungsgeschichte 239.
Myxotheca **751**.
Myzomyia funesta 932.
— Linstoni 932.
Myzorhynchus sinensis 932.

## N.

Nacktes Protoplasma 11.
Naegeliella flagellifera 420*.
Nagana 496, 528.
Nagetiere als Wirte von Trypanosomen 523.
Nährböden für Amöben 368.
Nährlösungen, anorganische 370.
— organische 371.
Nährsäfte, Entziehung durch Parasiten 333.
Nahrungsaufnahme 88.
Nahrungseinfluß auf Parasiten 328.
Nahrungsergreifung 64.
Nahrungsvakuole 64, 89.
— Bildung 95.
Narkotika 126.
— Wirkung 126.
Nassellaria 766, **772**.
Nassoidae **773**.
Nassula 1118.
— elegans 1118.
Natürliche Heilung bei Coccidiose 823.
— Resistenz 332.
— Widerstandskraft 336.
Nebengeißeln 399.
Nebenkern 1104.
Nebenkernteilung 175.
Nebenkörper 29, 181.
Negrische Körper 394.
Nematoden als Protozoenparasiten 346.
Neosporidia 813, **997**.
— Verwandtschaft 997.
Nephroselmidinae **419**.
Nephroselmis **421**.
Nephroselmis olivacea 420*.
Nesokia kok 522.
Neubildungsprozesse bei der Teilung 148.
Neurophane 124.
Nichtpathogene Trypanosomen aus kleinen Säugetieren 517.
Nichtzellige Organismen 257.
Nicollia 950.
Nilbeule 556.
Nina Grebnicki **985**.
— indica 963*.
Noctiluca 634.
— Kernteilung 182*.
— Leuchten 121*.
— Sphäre 181.
— miliaris 634, **635**.
— — Kern 19*.
Nodosaria **755**.
— hispida 755*.
Nodosaridae 750, **755**.
Nodosinellidae 750, **753**.
Nodulina **753**.
— nodulosa 752*.
Normaltemperaturen 354.
Nosema **1048**.
— anomalum als Gewebeparasit im Stichling 322*.
— apis **1053**.
— bombycis **1049**.
— — Spore 1007*.
— ovoideum **1048**.
Nuclearia **716**.
— delicatula 716*.
Nucleolus 18.
Nucleus secundus bei Paramoeba 704.
Nuklein 6.
Nukleolarsubstanz 18.
Nukleoproteide 6.
Nummulites **756**.
— Cumingi 756*.
Nuttalia França 949.
Nuttalsche Kammer 374.
Nyctotherus **1124**.
— africanus 1125.
— cordiformis 1125.
— faba **1125**.
— giganteus **1126***.
— ovalis 1125.
— — Kernteilung 160*.
— piscicola 1125.
Nyssorhynchus annulipes 932.

## O.

Oberflächenmolekule, Oxydation 118.
Oberflächenspannungstheorie 117.
Ochromonadidae 402.
Ochromonadinae **409**.
Ochromonas 409.
— crenata 409, 410*.
— granulosa 399, 409*.
— sociata 402*, 409.
Octomitus intestinalis 625.
Octospora **1047**.
— muscae **1047**.
Oelkugeln der Radiolarien 759.

Oelseifenschaum 118.
Oeltropfen als Photogene 121.
Oenocyten von Tineola biselliella, infiziert mit Adeleen 323*.
Oikomonadinae **464.**
Oikomonas **466.**
— mutabilis 467.
— termo 466*.
— — Cyste 351*.
Oligosporogenea 1037, **1043.**
Oligosporulea **1077.**
Oligotricha 1109, **1131.**
Omnivora 314.
Onychodromus grandis 1139.
Oocyste 819.
— von Haemogregarina Lutzi 870*.
Oogamie 202.
Ookinet 873.
— der Hämosporidien 883.
Opalina **1111.**
— Cilien 42.
— ranarum **1111**, 1112*.
Opercularia **1146.**
— articulata 1146.
— nutans 1146.
Ophrydium **1146.**
— Kolonie 267*.
— versatile 1146.
Ophryocystidae 990.
Ophryocystis **992.**
— Bütschlii 992*.
— Francisi 992*.
— Mesnili 991*, 992.
— Schneideri 992.
Ophryodendridae **1153.**
Ophryodendron 1153.
Ophryoglena 69*, **1119.**
— flava 1119.
Ophryoscolecidae 1132.
Ophryoscolex **1134.**
— caudatus 1134*, **1135.**
— inermis 1135.
— Purkinjei 1134*.
Opsonine 341.
Optimum des Lichts 132.
d'Orbignysches System der Foraminiferen 749.
Orbitolitidae 750, **754.**
Orbitolites **754.**
Orbulina **756.**
— Schale 59*.
Orcheobius **865.**
— herpobdellae 815, 823, 866*.
Organisation der Einzelligen 267.
— der Foraminiferen 727.
— der Polythalamien 748.
— der Radiolarien 758.
Organisatorische Merkmale 303.
Organismenfolge in Infusionen 319*.
Organparasiten 323.
Orientbeule 507, 556.
Orientierungsbewegungen 136, 138.
Ornithocercus 437.
— magnificus 436*.
— splendidus 423*.
Oroscena Haeckel 769.
Oroscena regalis 769, 770*.
— — Kernvermehrung 764.
Orosphaeridae **769.**
Orosphäriden, Kernvermehrung 764.
Orthospora 834, **843.**
Osculosa 766.
Osmotaxis 135.
Osmotische Reize 129.
Ostküstenfieber 959.
Oxyrrhis **434.**
— marina 433*.
Oxytricha fallax 1139.
Oxytrichidae **1138.**

## P.

Packer 94, 307, 311.
Pädogamie 225.
Palatinella 405.
— cyrtophora 409*.
Palmellastadien 238.
Palmellen 399.
— der Chrysomonadinen 402.
Palmellenbildung bei Cryptomonadinen 418.
Pandorina **453.**
— Stigma 130*.
— Zeugungskreis 200*.
— morum 453*.
Pansporoblast 1001.
Parabasalapparat 31.
— bei Trichomonas 582.
Parabasalapparate und Blepharoplaste, Literatur 74.
Paracoccidium 834, **846.**
Paraglykogen 106, 963.
Parajoenia **616.**
— Grassii **616***.
Paramaecidae **1119.**
Paramaecium **1119.**
— angefallen von Didinium nasutum 312*, 313*.
— aurelia 1120*.
— — Endomyxis 283*.
— — Teilung 1105*.
— ausgestoßene Trichocysten 313*.
— befallen von Sphaerophrya pusilla 1151*.
— bursaria 1120*.
— caudatum 40*, **1120***.
— — befallen von Sphaerophrya pusilla 343*.
— — Konjugation 1106*.
— — von Bakterien infiziert 345*.
— Chemotaxis 127*.
— gerichtete Schwimmbewegungen 137.
— Giftrassen 293.
— Hungertiere 275*.
— Hyperregeneration 251*.
— Mutation 293.
— Nahrungsaufnahme 94*, 95*.
— Nebenkernteilung 175*.
— putrinum 1120*.
— — Konjugation 204*, 205*.
— Rassen 288*, 289*.
— Verdauungsreaktionen 99*.

Paramaecium, Verdauungsweg 98.
Paramaeciumarten, Kraftleistungen 115.
Paramoeba **703**.
— chacotagnathi **703***.
— — Spindel 182*.
— Eilhardi **703**.
— — Vermehrung 180*.
— hominis 704.
— pigmentifera **703***.
— Spindel 180*, 181.
Paramoebidae **702**.
Paramylum 82, 106.
Paramyxa 1054.
— paradoxa **1054***.
Parapolytoma satura 445*, **449***.
Parasitäre Riesenkernbildung bei Amoeba vespertilio 341*.
Parasiten, Definition 321.
— echte 321.
— harmlose 332.
— der Protozoen 343.
— — Literatur 357.
Parasitenernährung 103.
Parasitenträger 338, 958.
— bei Amöbenruhr 692.
Parasitische Heliozoen 709.
Parasitismus bei den Protozoen 320*.
— der Amöben 684.
— der Ciliaten 1109.
— der Cnidosporidien 999.
— der Coccidien 822.
— der Flagellaten 490.
— der Gregarinen 971.
— der Hämogregarinen 868.
— der Hämosporidien 886.
— der Sporozoen 812.
— und pathogene Bedeutung, Literatur 356.
— — — der Hämosporidien 923.
— von Plasmodiophora 791.
— von Sarcosporidien 1064.
Paroxysmale Toxine 335.
Parthenogamie 226.
Parthenogenesis bei Malaria 929.
Passagen, Wirkung auf Virulenz 339.
Patellina **752**.
— corrugata 752*.
Pathogene Bedeutung der Flagellaten 490.
— Protozoen 333.
— Trypanosomen 495.
Paulinella chromatophora 79*, 740.
Pébrine 1037, 1052.
Pedinella **405**.
— hexacostata 409*.
Pellicula 50.
— Struktur 51.
— der Spirochäten 392.
Pelomyxa **699***.
— binucleata **700***.
— — Kern 20*.
— palustris 88*, **699**, 700*.
Peneroplis **753**.
— pertusus 741*.
— — Zeugungskreis 735*.
— Variation 286, 287*.
Peptisches Ferment 100.
Pepton, chemotaktische Wirkung 128.
Peranema 38*, **442**.
— Metabolie 51*.
— trichophorum 442*.
Peranemidae 439, **442**.
Perforata 750.
Perforate Schalen 727.
Perichaena 802.
Peridineen 421.
Peridinidae 429, **434**.
Peridinium **435**.
— divergens 72*, 435.
Peridium 782, 784.
Peristomscheibe 65.
Peritricha 1109, **1140**.
Peritrichen, Konjugation 207.
Peritromidae **1138**.
Peritromus 1138.
— Emmae 1138.
Perniciosa 912, 925, 926.
Petalomonas **444**.
— angusta 444.
Pfeifferinella **830**.
— ellipsoides **830**, 831*.
Pferdeinfusorien 1136, 1138.
Pferdeparasit 1068.
Pflanzenfressende Vampyrellen 715.
Pflanzenfresser 315.
Pflasterstadium bei Ceratiomyxa 800.
Phacotus **451**.
— lenticularis 450*.
Phacus **440**.
— longicaudus 80*, 440*.
Phaeocalpia **776**.
Phaeocapsidae **421**.
Phaeocapsinae **421**.
Phaeococcus Clementi 421.
Phaeoconchia **778**.
Phaeocystina 775.
Phaeocystis Poucheti **421**.
Phaeodaria 766.
Phaeodendria **778**.
Phaeogromia **777**.
Phaeophax marina 421.
Phaeosphaera 416.
Phaeosphaeria **775**.
Phaeothamninae **421**.
Phaeothamnion confervicolum 420*.
Phagocytismus bei Malaria 929.
Phagocytose 332, 340*.
— der Malariaparasiten 926.
Phalacroma 437.
— mitra 436*.
Phalansterium 475.
— digitalense 474*.
Pharyngellenschicht 766.
Phialoides 986.
Phobische Bewegungen 138.
Phosphorsaurer Kalk 111.
— — (Exkretkörner) 111.
Photogene 121.
Photosynthese 78.
Phototaxis 135.
Phractaspis 772.
Phykopyrin 80.
Physaridae 800.

Physarum Pers. 800.
Physematidae **769.**
Physiologie der Protozoen 76.
— — Literatur 138.
Phytochrysin 401.
Phytodinidae 425, 429, **436.**
Phytodinium **437.**
— simplex 438*.
Phytomastigina **398.**
— Literatur 638.
— Organisation 398.
Phytomonadina 398, **444.**
— Literatur 640.
Phytomonadinen, algenähnliche Entwicklung 457.
Phytomyxinae **785**, **787**, 788.
Pigment der Stigmen 131.
Pigmente 113.
Pigmentschirm 131.
Pileocephalinae 986.
Pileocephalus 986.
— Heeri, Epimerit 981*.
Piromonas communis 467.
Piroplasmen **936.**
Piroplasmosen 954.
Piscicola geometra 502*.
Plagiotoma 1124.
Plagiotomidae **1123.**
Planktondinoflagellaten 423*.
Planktonprotozoen 309.
Planonten 1051.
Plasmahaut 11.
Plasmasaft 7.
Plasmaströmung 46, 116.
Plasmodidae 887, **896.**
Plasmodien von Mycetozoen 780.
Plasmodiocarp 799.
Plasmodiophora **788.**
— brassicae **788.**
— — in Rübenzellen 794*.
— — Zellparasitismus 793*.
— in Kohlwurzel, Querschnitt 790*.
Plasmodiophoridae **788.**
Plasmodiosen 925.
Plasmodium 896. 901.
— Befruchtung 229*.
— brasilianum **921***.
— cephalophi 919.
— cynomolgi **920.**
— diploglossi 923.
— falciparum **902.**
— inui **920***.
— Kochi **919***.
— mabuiae 923.
— malariae **916.**
— multiple Teilung 146*.
— pitheci **919**, 920*.
— praecox **902.**
— tropiduri 923.
— vivax **913***
— von Badhamia utricularis 779*.
Plasmodiumarten aus Säugetieren 919.
Plasmodom 77.
Plasmodroma **395.**
Plasmogamie 227.
Plasmophag 78, 87.
Plasmotomie 158.
Platoum, Plasmogamie 227.
Platydorina **453.**
— caudata 454*.
— Kolonie 269*.
Plectoidae **773.**
Pleistophora mirandella 1036.
Pleodorina **455.**
— californica 455*.
— Furchung 272*.
— illinoisensis 455.
— Kolonie 270*.
Pleuritis, Cercomonaden 465.
Pleuronema **1121.**
— chrysalis 123*, 1121*.
Pleuronemidae **1121.**
Plimmersche Körperchen 792.
Plistophora **1043.**
— longifilis 1044*.
— typicalis **1043**, 1044*.
Pockenkrankheit der Karpfen 1027.
Podactinelius 772.
Podocyathus 1153.
Podophrya **1152**, 1153.
— fixa 1152.
Podophryidae **1150**, 1153.
Polare Bewegung 114.
Polioeca, Kolonie 267*.
Polkapselbildungskerne 1003.
Polplatten 174.
Polsterstadium bei Ceratiomyxa 799.
Polyblephariden 458.
Polyblepharididae **445.**
Polychromophilus 896, **921.**
— melaniphorus 921*.
Polycystidea 974, **981.**
Polycystideen 965.
Polycyttaria **767.**
Polydininae **434.**
Polyenergide Kerne 159, 261, 263.
Polykaryon 264.
Polykrikos **434.**
— Schwartzi 431*.
Polymastigidae 570, **600.**
Polymastigina 398, 462, **567.**
— Literatur 653.
Polymastix **600.**
— melolonthae **601***.
Polyspermie, Verhinderung 229.
Polysphondylium 787.
— violaceum 787*.
Polyspira, Kopulationskette 157*.
Polyspora 990.
Polysporea 1010, 1014.
Polysporogenea **1037.**
Polysporulea 1076, **1084.**
Polyspermie, physiologische 230.
Polystomella **756.**
— crispa 731*, 732*, 733*, 756*.
— — Kern 20*.
— Schale 58*.
Polythalamen 61.
Polythalamia 736, **747.**
— Schalenform 748.
Polytoma **449.**
— uvella 445*, 447*, 449.

Polytomella 449.
Pontomyxa Topsent 719.
Pontosphaera Haeckeli 412*.
— Huxleyi 412*.
Populationen 286.
Porenkanälchen der kontrakt. Vakuole 71.
Porenkanäle 60.
Porospathidae **777**.
Porospora gigantea **994***.
— portunidarum 994, 995*.
Porosporidae 990, **994**.
— Wirtswechsel 994.
Porulosa 766.
Positiv chemotaktisch 136.
Poteriochromonas stipitata 410*.
Poteriodendron petiolatum 475*.
Pouchetia **434**.
— Stigma 130.
Präflagellatenstadium bei Herpetomonas 511.
Präparate, Anfertigung 377.
Prasinocladus 457*.
Progam 243.
Promitose 159.
Propagative Fortpflanzung 813.
— Vermehrung 329.
Prophylaxe der Malaria 934.
Prorocentrum 428.
— micans 428*.
Prorodon Ehr. 1115.
— teres 1116.
— ovum 1116.
Proteosoma **896**.
— aus dem Blut von Alauda arvensis 898*.
— Entwicklungskreis 883*.
— Oocyste 900*.
— praecox **897***.
— — Oocysten am Darm einer Culexart 898*.
— Schema des Entwicklungskreises 883*.
— Vaughani 901.
Proteosomose bei einem Kanarienvogelweibchen 899*.
Protochrysis phaeophycearum 420*.
Protogenes 749.
— Haeckel 719.
— primordialis 719.
— roseus 719.
Protomerit 961.
Protomeritenkern 963.
Protomonadina 398, **462**.
— Literatur 642.
Protomonadinen, Verwandtschaft 463.
Protomonas **715**.
— amyli 714*.
Protomyxa **715**, 749.
— aurantiaca 715.
Protomyxidea **711**.
Protoplasma 5.
— als Kolloid 6.
— Literatur 73.
Protoplasmastruktur 6.
Protospongia **473**.
Protozoa **395**.
Protozoen, Größe 5.
Protozoenforschung, Ausrüstungskasten 381*.
Protozoenkerne, Bau 18.
Protozoenkolonien 268.
Protozoenkunde, Grenzen 387.
Protozoenparasiten 334.
Protozoenparasitismus 320.
Protozoensystem 359.
Protozoentoxine 334, 335.
Protozoenuntersuchungstechnik 363, 374.
Protozoolysine 341.
Protrichomastix **573**.
Protrichomonas Legeri 573*.
Protympanium 774.
Prowazekella **570**.
— lacertae **570**, 571.
Prowazekellidae **570**.
Prowazekia 562.
— asiatica 562.
— Cruzi 562.
— parva 562.
— Weinbergi 562.
Primiten 964.
Prinzipalkern der Foraminiferen 733.
Prunoidae **767**.
Prunophractidae **772**.
Psammetta **757**.
— erythrocytomorpha 757*.
Psammina **757**.
Psammonyx **752**.
— vulcanicus 750*.
Pseudodifflugia **740**.
— Längsteilung 152*.
Pseudonukleine 6.
Pseudoplasmodidae **785**.
Pseudopodien 32.
— der Foraminiferen 727.
Pseudopodienachsen 53.
Pseudospora **714**.
— parasitica 714.
— volvocis 714*.
Pseudotrichonympha **619**, 620*.
Pteridomonas **712**.
— pulex 712*.
Pterocephalus **985**.
— Giardi 987*.
— indica 963*.
— nobilis **986**.
— — Gamet 966*.
— — Parasitismus 327*.
Ptychoptera contaminata, Darmepithelschnitt 1048*.
Pulsationsfrequenz der kontraktilen Vakuolen 110.
Pulsblasen 69.
Pusulen 71.
Pycnothrix, Exkretionssystem 71.
Pyramiden-Stadium bei Eimeria 840.
Pyramidochrysis modesta 402*.
Pyramimonas tetrarhynchus 446*.
Pyrenin 15.
Pyrenoide 81, 417.
Pyretophorus costalis 932.
Pyrocystis **437**.
— noctiluca 437*.
Pyrodinium, Leuchten 121.

Pyrsonympha **606**.
— vertens 606.
Pyxidicula **740**.
— operculata 740.
— Teilung 149*.
Pyxinia **987**.
— Entwicklung 231*.
— Moebuszi 988*.
— — Parasitismus 327*.

## Q.

Quadrula 740.
Quartana 918, 926.
Quartanaparasit **916**.
— Wachstum und Vermehrung 918*.
Quergeißel 424.
Querteilung 146, 147.
Quinqueloculina 754.
Quotidiana 912, 928.

## R.

Radiolaria 659, **758**.
Radiolarien, fossile 285.
— Literatur 810.
Radiolarientypen 309*.
Radiozoum lobatum 636.
Radiumwirkung 353.
Raineysche Körperchen 1062.
Raphidiophrys **723**.
— elegans 723.
— pallida 723, 724*.
Rassen der Protozoen 288.
Rassenbildung bei Protozoen 293.
Rassenimmunität gegen Malaria 934a.
Ratten als Reservoire 522.
Rattentrypanosoma 517.
Raubprotozoen 311.
Reaktion der Vakuolenflüssigkeit 99.
Reduktion 217.
— der Chromosomenzahl 218.
Reduviiden a's Ueberträger 506.
Redwater 946, 954.
Reflex 125.
Reflexoid 125.
Regeneration 247.
— Literatur 298.
Regenwurmsamenblasen-Gregarinen 975.
Regulation der Depression 277.
Reifung der Gameten 215.
— und Entwicklung, Literatur 297.
Reifungserscheinungen 216.
Reifungsteilungen 217.
Reine Kulturen 367.
— Linien 289.
Reinkulturen 367.
Reize, chemische 125.
— elektrische 134.
— galvanische 134.
— Licht 129.
— Literatur 142.
— mechanische 133.
— osmotische 129.
— Schwerkraft 123.
— Temperatur 132.
Reizempfindlichkeit 135.
Reizerscheinungen 122.
Reizfolgen 125.
Reizleitung 123.
Reophax nodulosa 752*.
Reorganisation bei Paramaecium 283*.
— der Protozoen 273.
Reptilientrypanosomen 546.
Reservestoffe 106.
— Literatur 141.
Reservoir der kontraktilen Vakuole 71.
Reservoire 496.
— der Babesiosen 958.
— der Schlafkrankheit 540.
— der Trypanosomen 496, 505.
— für Amöbenruhr 692.
Resistenz, natürliche 332.
Restkörper 814.
— der Hämosporidien 884.
Reticularia 802.
Reticulariidae 801.
Reticulosa **746**.
Reusenapparat 54*, 64.
Rezidive 343.
— bei Malaria 929.
— beim Texasfieber 958.
Rhabdammina 751.
— abyssorum 750*.
Rhabdamminidae 749, **751**.
Rhabdophrya 1153.
Rhaphidomonas semen 459*.
Rheoplasma 9.
Rheotaxis 135.
Rhinosporidium **1084**.
— Seeberi **1084**, 1085*.
Rhipicephalus bursa 947.
— Evertsi 947.
— sanguineus 943.
Rhipidodendron splendidum 471*.
Rhizochrysidina 403, **414**.
Rhizochrysis **415**.
— Scherffeli 415*.
Rhizomastigina 659, **704**.
Rhizomastiginen, vermeintliche 705.
Rhizomastix **467**.
Rhizomastixarten 467*.
Rhizoplasma 749.
— Kaiseri 749*.
— Sauerstoffeinfluß 105*.
Rhizoplast 39.
Rhizopoden **657**.
— Abstammung 658.
— Literatur 803.
Rhizopodien 34.
Rhizopodienbewegung 118.
Rhodesiafieber 952.
Rhodomonas baltica 418.
— Karsten 418.
— pelagica 419*.
Rhumblersches System der Foraminiferen 749.
Rhyncheta 1150, 1153.
— cyclopum 1150*.
Rhynchocystis pilosa 976*.
Rhynchomonas 562.
Richtungsreize 137.

Rindensubstanz der Heliozoen 708.
Rindenschicht der Radiolarienkerne 762.
Rindermalaria 954.
Rinderruhr 842.
Rindertrypanosomen 524.
Ring der Nassellaria 772.
Rollen der Amöben 116.
Röntgenstrahlenwirkung 353.
Rossiella Rossi, Nuttal 944.
Rotalia **756**.
— Freyeri 729*.
Rotalidae 750, **755**.
Rote Körner 108.
— Ruhr des Rindes 842.
Roter Schnee 81.
Rotfärbung von Tümpeln 81.
Rübenzellen, infiziert von Plasmodiophora brassicae 794.
Ruhr der Bienen 1037, 1054.
— des Menschen 688.
— rote, des Rindes 842.
Ruppia rostellata, infiziert mit Tetramyxa parasitica 795*.

## S.

Saccamia **751**.
Sackpusule 71.
Sagosphaeridae **776**.
Salmonide, infiziert mit Lentospora 1031*.
Salmoniden, Taumelkrankheit 1078.
Salpingoeca **475**.
— amphoroideum 473*, 475*.
— Entzii 67*.
Salvarsan 506.
Salzkonzentrationen des Mediums 350.
Salzlösungen, Anpassungen an 349.
Sammelpusule 71.
Sappinia pedata 786*.
Sappiniidae 785, **786**.
Saprodinium 1131.
Sapropelische Formen 319.
— Infusoren 320.
Saprosmisch 103.
Saprospira flexuosa 392*.
Saprozoen 315.
Saprozoenernährung 102.
Sarcina sp. 390*.
Sarcocystin 334, 1065.
Sarcocystis Bertrami **1067**.
— Blanchardi 1065*, **1070***.
— gracilis 1074.
— Horvathi 1074.
— Hueti **1072**, 1073*.
— Lindemanni **1071**, 1072*.
— Miescheriana **1066**, 1067*.
— muris **1073**, 1074*.
— tenella 1061*, 1062*, **1068**, 1069*.
Sarcocyt 962.
Sarcosporidia 998, **1060**.
Sarcosporidien, Literatur 1102.
Sarcosporidiotoxin 1065.
Satelliten 964.
Sättigung der Protozoen 96.
Saugtentakel 67.
Säugetier-Trichomonasarten 588.
Säugetier-Trypanosomen 525.
— — wichtigste 489*.
Saugfüßchen 67.
Sauginfusorien **1147**.
Saugröhren 67.
— Nahrungsaufnahme 95.
Säureproduktion 113.
Scaurus, Fettkörperlappenschnitte, infiziert durch Sporomyxa scauri 796*.
Schafparasit 1068.
Schalen 57.
— der Foraminiferen 727.
Schalenbildungskerne 1003.
Schalenobjektträger 377.
Schalenvermehrung bei Pyxidicula 149*.
Schaudinella Henleae, Gamet 966*.
Schaudinns Befruchtungstheorie 278.
— Hämosporidientheorie, 867, 887.
Schaumstruktur des Protoplasmas 7.
Schaumtropfen 118*.
Schema einer Gregarine 960*.
Schizocystidae 990, **993**.
Schizocystis gregarinoides 992*.
Schizogenea **1043**.
Schizogonie 244, 818.
— bei Haemogregarina Lutzi 870*.
Schizogregarina **990**.
Schizogregarinaria 974.
Schizotrypanose 498.
Schizotrypanum 490, 507, **548**.
— Cruzi 498, **548**, 549, 550*, 551*.
Schizont 244.
Schlafkrankheit 495, 537.
— Uebertragung 538.
— verschiedene Erreger 541.
Schlafsucht der Karpfen 499.
Schleppgeißeln 399.
Schlangenhämogregarinen 870.
Schleim als Bewegungsmittel 45.
Schleimabsonderung 46.
Schleimcysten bei Herpetomonas 510.
Schleimfäden 45.
Schleimhautparasiten 491.
Schleimhüllen der Dinoflagellaten 430.
Schlinger 94.
Schneidersche Körperchen 840.
Schnittserien 378.
Schreckbewegungen 136.
Schüffnersche Tüpfelung 905, 914, 935.
Schutzanpassungen der Parasiten 329.
Schutzstoffe 336.
Schwärmer bei Bistadiiden 669.
— der Mycetozoen 781*.
— der Protomyxideen 711.
— von Radiolarien 764*.
Schwärmerbildung bei Teilung 151.
Schwärmerentwicklung der Suctorien 237.
Schwarzwasserfieber 926.
Schwebeinrichtungen der Coccolithophoriden 412.
Schwebformen 307, 308.
Schweinebalantidiosis 1129.
Schwerkraftswirkung 133.
Schwimmvakuolen 121.
Sciadophorinae 986.

Scolopender, mit Gregarinen infiziertes Darmepithel 971*.
Scyphidia 1144.
Scytomonas **442**.
— major 443.
— pusilla 443*.
Seidenraupe, infizierte Muskeln 1050*.
Seidenraupenkrankheit 1052.
Seidenraupenparasit 1049.
Sekrete 113.
— und Pigmente, Literatur 141.
Sekretionsmembranen 55.
Sekundärkerne 260.
— der Foraminiferen 733.
Selbstregulation 276.
Selektion bei Protozoen 290.
Selenidium Giard 993.
Seleniidae 990, **993**.
Selenococcidium intermedium 993*, 994.
Senile Individuen 273.
Senkverfahren 380.
Sennsches System der Flagellaten 397.
Serumsporidia **1085**.
Serumsporidium **1085**.
— cypridis **1085**, 1086*.
Sexuelle Vorgänge, Auslösung 282.
Sexueller Dimorphismus der Agameten bei Dobellia 880.
Siegelringform des Malariaparasiten 902.
Silicoflagellidae 402, **411**.
Silicium 55.
Simplicia 1060.
Siphonosphaera tenera, Isospore 764*.
Skelettbildungen 50.
Skelettsubstanz der Acantharia 771.
Skelettsubstanzen, innere 53.
Sklerotium 782.
— von Didymium serpula 783.
Smithia microtii 949.
Soma bei Volvociden 270.
Sori 786.
Sorosphaera 788, **794**.
— veronica **794**.
Souma 498.
Southern Cattle fever 954.
Spezielle Naturgeschichte der Protozoen 385.
Sphaeractinomyxon 1056*, 1157*.
— Stolci, Spore 1055*.
Sphaerastrum **722**.
— Fockei 722. 723*.
Sphäre von Noctiluca 181.
Sphaerellaria **767**.
Sphären 884.
Sphaerocapsa 772.
Sphaeroeca **473**.
Sphaeroidea **767**.
Sphaeromyxa hellandica, Spore 1010*.
— Sabrazesi 1004*, 1005*.
— Thélohan 1017.
Sphaerophractidae **772**.
Sphaerophrya **1151**, 1153.
— magna 95*.
— pusilla **1151***.
— — befallen Paramaecium caudatum 343*.
Sphaerospora **1017**.
— divergens 1017*.
— Sabrazesi 1017*.
Sphaerozoidae **768**.
Sphaerozoum punctatum 768.
Spindelfasern 163.
Spinndrüsen der Seidenraupen, infiziert 1052*.
Spirigera 1108, **1123**.
Spirillinidae 750, **752**.
Spirillum undula 388*.
Spirochaeta plicatilis 391*.
Spirochäten 391.
Spirochona **1141**.
— Entwicklungsgeschichte 235*.
— gemmipara 66*, 1141*.
— Knospung 154*.
Spirochonidae **1141**.
Spirocystidae 990, **996**.
Spirocystis nidula **996***.
Spirodinium hyalinum 425*.
Spironema multiciliatum 637*.
Spironemidae **637**.
Spirostomum **1124**.
— ambiguum 1123*.
— Kernteilung 161*, 162*.
— Kontraktion 52*.
Spirotrichonympha **620***.
Spumellaria **766**.
Spyroidae 773.
Splenomegalie der Kinder, 507, 557.
Spondylomorum **451***.
— Kolonie 269*.
— quaternarium 452.
Spongomonadidae **464**.
Spongomonas **471**.
— Kernteilung 24*.
— uvella 471.
Spontane Heilung beim Texasfieber 957.
Spontanheilung bei Malaria 929.
Sporangien 970.
— von Dictydium cernuum 802*.
— von Echinomera hispida 347*.
— der Gregarinen 969.
— der Mycetozoen 784.
— der Protozoen 347.
— von Trichia varia 783*.
Sporangienbildung bei Gregarina cuneata 348*.
Sporangium 783.
Spore von Ceratomyxa linospora 346*.
Sporen von Actinomyxideen 1055*.
— der Gregarinen 969*, 970.
— der Mycetozoen 782.
— von Plasmodiophora 791*.
— von Sarcocystis tenella 1062*.
— der Sarcosporidien 1053.
Sporenbildung bei Mycetozoen 784.
Sporenformen bei Coccidien 821*.
— von Cnidosporidien 1007*.
— von Myxosporidien 1010*.
Sporenzahl bei Cnidosporidien 1008
Sporodukte 969.
Sporogonie 244, 818.
— der Hämosporidien 882.
Sporomyxa 788, **796**.

Sporomyxa scauri **796***.
Sporont 244.
Sporozoen **812**.
— Abstammung 812.
— Literatur 1088.
Sporozoit 244, 819, 969, 970.
Stammreihen der Protozoen 286.
Staurosphaera 767.
Standortsvarietäten 287.
Stanomma **757**.
— dendroides 757*.
Stanophyllum zonarium 757*.
Stärke 82.
Stationärer Kern 203.
Stechfliegen, Literatur 1095.
Stegomyia 932.
— als Ueberträger von Proteosoma 900.
— fasciata, Darm mit Cysten von Proteosoma praecox 900*.
Stemonitidae 800.
Stemonitis 800.
— flaccida 779.
— fusca, Fruchtkörper 801*.
— obtusata, Schwärmer 781*.
Stenophoridae 982, **984**.
Stenophoriden 964.
Stentor coeruleus 65*, 1130*.
— — Kern 19*.
— — Mikronukleusteilung 175*.
— Membranellen 43*.
— Myoneme 47*, 48*.
— Neurophane 125*.
— Peristom 65.
— polymorphus 1131.
— Regeneration 249*, 250*, 251*.
— Roeseli 1131.
— viridis 1130.
Stentoridae **1130**.
Stephanoon **453**.
— Askenasii 453.
Stephanonympha **605**.
— Silvestrii 604*.
Stephanosphaera **452**.
— Kopulation 192*.
— Zeugungskreis 245*.
— pluvialis 452*.
Stephoidae **773**.
Stercomare 757.
Stereoplasma 9.
Stereoplasmatische Achsen 36.
Sterile Kulturen 285.
Sterkome 102, 113.
Stichling mit Cysten von Nosema anomalum 322*.
Stichophormis 773.
Stictosporinae 986.
Stiele 61.
Stigmen 130, 130*, 131*.
Stofftransport 101.
Stoffwechsel der Protozoen 77.
Stoffwechselkern 265.
Stokesiella **470**.
— dissimilis 470*.
— leptostoma 470*.
Stomoxys als Ueberträger 502.
Strahlenarten, Wirkung 129.
Strahleneinfluß 353.
Strahlungen 184.
Streckungsstadium bei Ceratiomyxa 799.
Strömung des Plasmas 116.
Strontium, schwefelsaures, als Skelettsubstanz 771.
Strontiumsulfat 55.
Strudelapparate 64.
— der Ciliaten 65.
— der Flagellaten 66.
Strudler 94, 307, 311.
Stützsubstanzen 50.
— Literatur 75.
Stylococcus 415.
Stylocometes 1153.
Stylodinium **437**.
— globosum 438*.
Stylonychia **1139**.
— histrio 1139.
— mytilus **1139***.
— — Kernteilung 19*.
— pustulata 1139.
Stylopyxis mucicola 410.
Stylorhynchidae 982, **989**.
Stylorhynchus **990**.
— Kopulation 197*, 198*.
— longicollis 990*.
— — Epimerit 981*.
— — Gameten 965*, 966*.
— — Gametenbildung 964*.
— — Spindel 29*.
Subtropische Dysenterie 686.
Suctoria 1107, **1147**.
Suctorien, Konjugation 209.
— Nahrungsaufnahme 95*.
— Schwärmerentwicklung 237.
— s. a. Acineten.
Sumpffieber 925, 930.
Surra 497, 531.
Süßwasserprotozoen 306.
Sycia inopinata, Epimerit 981*.
Symbiose der Flagellaten 490.
— mit Algenzellen 84.
Symbioten 321.
Synactinomyxon tubificis, Spore 1055*.
Syncrypta volvox 406.
Synkaryon 203, 229.
Synura uvella 408*.
Syphilisspirochäte 393*.
Syracosphaera pulchra 412*.
Syracosphaerinae **413**.
System der Ciliaten 1109.
— der Polythalamien 749.
— der Protozoen 359.
Systematik der Protozoen, Literatur 362.
Syzygie bei Adelina dimidiata 821*.
— bei Gregarinen 220*, 963.

## T.

Tabaniden als Ueberträger 502.
Taeniocystis 988.
— mira 328*, 989*.
Tastborsten 124.
Tasthaare 124.
Taumelkrankheit der Salmoniden 1078.

Taxien 135.
Technik der mikroskopischen Untersuchung 373.
— der Protozoenforschung, Literatur 383.
— der Protozoenpräparate 374, 376.
— der Protozoenuntersuchung 363.
Teilbarkeit von Protozoen 250.
Teilung 144.
— blepharoplastloser Trypanosomen 479*.
— der Flagellaten 395.
— der Heliozoen 708*.
— Literatur 294.
— der polyenergiden Kerne 159.
— der Spirochäten 392.
— der Trypanosomen 480.
— von Zellteilen 186.
Teilungsdauer 185.
Teilungskugeln bei Amöben 662.
Teilungsverlangsamung nach Konjugation 284.
Teilungswachstum 275.
Telosporidia 813, **814**.
Telotrochidium **1144**.
Temperatureinfluß 354.
Temperaturfallen 137.
Temperaturkurve bei Malaria 927.
Temperaturoptimum 355.
Temperaturrassen 354.
Temperaturreize 132.
Temporalvariationen 287.
Terminologie, Literatur 298.
— der Protozoenentwicklung 243.
Termitenparasiten 601, 615.
Tertiana 914, 926.
Tertianamakrogamet, Rückbildung vor einem Rezidiv 930*.
Tertiana maligna 912.
Tertianaparasit **913**.
— Wachstum und Vermehrung 913*, 917*.
Tetractinomyxon **1057**.
— intermedium 1058*, 1059*.
Tetramitidae 570, **573**.
Tetramitus **573**.
— descissus 574*.
— pyriformis 574*.
— rostratus 574.
Tetramyxa 788, **795**.
— parasitica **795***.
— triglochinis 796.
Tetrasporidae 458.
Tetratrichomastix Parisii 597.
Tetratrichomonas **597**.
— Eberthi 596.
— gallinarum 583*, 596, **598***.
— — Teilungsstadien 585*.
— Parisii **597**.
— Prowazeki 597*.
Texasfieber 954.
— Rezidive 958.
Textularia **755**.
— crispata 755*.
Textularidae 750, **755**.
Thalamophoren **726**.
Thalassicolla nucleata 758*.
— pelagica 769*.
Thalassicolla, Sekundärkerne 763.
Thalassicollidae **769**.
Thalassophysa 769.
Thalassophysidae **769**.
Thalassothamnidae **769**.
Thalassothamnus Haecker 769.
Thaumastomastix **459**.
— setifera 460*.
Theileria **950**.
— annulata 952.
— Cellii 952.
— parva **950**, 951*, 952*.
Thekamöben, Entwicklung 236.
Thekamoebina 736, **738**.
Thélohania 1043, **1044**.
— chaetogastris **1046**.
— Contejeani **1045**
— ganus 1036.
— Giardi 1036, 1046.
— Légeri 1036, 1046.
— maenadis 1046.
— Mülleri 1045*.
— octospora **1044**, 1045*.
— varians **1046**, 1047*.
Theopera 774.
Theophormis 774.
Theoretisches über die Fortpflanzung der Protozoen, Literatur 300.
Theorie der Vermehrung und Befruchtung 271.
Thermotaxis 135.
Thigmotaxis 135.
Thoracapsis 772.
Thylacomonas, Kernteilung 163*.
Tick fever 954.
Tiefe Temperaturen und Trypanosomen 355.
Tineola biseliella, infiziert mit Adeleen 323*.
Tintenfischcoccidien 857.
Tintinnidae **1132**.
Tintinnidium 1132.
— fluviatile 1132.
Tintinnus 1132.
— Ehrenbergi 1132*.
Tocophrya 1152, 1153.
— quadripartita 1148*, 1152.
Todknospen 156.
Todtheorien 281.
Tokophrya, Embryonenbildung 155*.
— Konjugationsfortsätze 209*.
— Schwärmer 254*.
— totale Konjugation 210*.
— Umwandlung in Schwärmer 156*.
— Vereinigung der Konjugationsfortsätze 221*.
Toleranz 338.
Tonnenförmige Spindeln 173.
Toxine 334.
Toxische Bewegungen 138.
Toxoplasma canis 953.
— columbae 953.
— cuniculi 953.
— gondii **953***.
— talpae 953.
Trachelidae **1117**.

Trachelius 1117.
Trachelomonas 441.
— acuminata 441.
— Geißel 37*.
— hispida 441*.
— Stigma 130*.
Traubenzucker, chemotaktische Wirkung 128.
Tremalithe 412.
Trepomonas 623.
— agilis 623.
— rotans 624*.
— Steinii 623*.
Treponema pallidum 393*.
Triactinomyxon ignotum, Spore 1055*.
Trichia Haller 802.
— varia 802.
— — Schwärmer 781*.
— — Sporangien 783*.
— — — und Sporen 347*.
Trichiidae 802.
Trichiten 312, 313*.
Trichocysten 52, 312, 313*.
Trichodina 1142.
— pediculus 1142, 1143*.
— Steinii 1142.
Trichomastix gallinarum 583*, 596*.
— lacertae 595.
— motellae 583*.
— serpentis 580.
Trichomonas 582.
— Artenzahl 588.
— augusta 583*, 594.
— — schematische Darstellung 582*.
— — Teilung des Achsenstabes 586*.
— batrachorum 567*, 581*, 583*, 593*, 594.
— caudata 591.
— caviae 592.
— — Teilung 568*.
— columbarum 597.
— Eberthi 583*, 585*, 596*.
— elongata 591.
— flagellata 591.
— Fibrillen 54*.
— hominis 590, 591*.
— lacertae 567*, 594*, 595.
— limacis 597.
— muris, Kernteilung 568*, 592*.
— orthopterum 597.
— suis 593.
— Teilung 186*.
— vaginalis 588, 589*.
Trichomonasarten aus Menschen und Säugetieren 588.
Trichonema 638.
Trichonympha 617.
— agilis 607*, 617, 618*.
— minor 618.
Trichonymphidae 609, 617.
Trichophrya 1153.
Trichosphaerium 740.
— Kopulation 192*.
Trichosphaerium, multiple Teilung 153*.
— Sieboldi 8*.
— — Kernteilung 169*.
Trichosphaerium Sieboldi, Zeugungskreis 739*, 740.
— Zeugungskreis 242*.
Trichter der Flagellaten 67.
— von Spirochona 65.
Trigomonas 622.
— compressa 622*.
Triloculina 754.
Trimastigamoeba philippinensis 670*.
Trimastigidae 570, 572.
Trimastix 572.
— marina 572.
Trimitus motellae 572.
Tripylea 774.
Tripylecnsystcm nach Häcker 775.
Tristeza 946, 954.
Tropfen, hängende 365.
Tropika 912.
Tropikaparasit 902.
— in künstlicher Kultur 935*.
— Wachstum und Entwicklung 902*, 913*.
Tropikaringe, kleine 914.
Tropische Dysenterie 686.
Tropismen 135.
Tropfenkulturen 366.
Trypanblau als Heilmittel 959.
Trypanophis 562.
— Grobbeni 562, 563*.
Trypanoplasma 563.
— Borreli 563*.
— congri 565*, 566.
— cyprini 564*.
— Dahlii 566.
— dendrocoeli 566.
— Guernei 565.
— helicis 566.
— intestinalis 566*.
— ranae 567.
— vaginalis 567.
— ventriculi 566.
Trypanoplasmen der Fische 499.
Trypanosoma 490, 513.
— abramis 548.
— americanum 525.
— avium 545.
— — Blut- und Kulturform 504*.
— barbatulae 548.
— Blanchardi 523.
— Boueti 546.
— Brimonti 523.
— Brucei 477*, 481*, 489*, 496, 525, 526*, 527*.
— — Kernteilung 164*.
— — Teilung 30*.
— — Teilungsvorgänge 482*.
— Calmetti 546.
— caprae 527*.
— carassii 547*.
— Cazalboui 532, 533.
— Christophersi 544.
— cobitis 547*.
— congolense 498, 532*.
— cuniculi 523.
— damoniae 546.
— Danilewskyi 547.
— diemectyli 517.

Trypanosoma dimorphon 489*, 498, **531**, 532*.
— Dionisii 523.
— drosophilae 544.
— Duttoni 523.
— equinum 489*, 498, **535**, 536*.
— equiperdum 480*, 489*, 497, **534***.
— Evansi 489*, 497, **529**, 530*.
— — var. mborii 531.
— Falshawi 523.
— Fettgehalt 107*.
— Formänderung 254.
— Franki **524**.
— gambiense 489*, 495, **536**, 537*, 538*, 539*.
— gobii 548.
— granulosum 503*, 548.
— Grayi **542**, 543*.
— Grosi 523.
— himalayanum 525.
— hippicum 536.
— indicum 525.
— inopinatum 517.
— Johnstoni 546.
— Laverani 546.
— Légeri 523.
— Lewisi 489*, **517**, 518*, 520*.
— — Agglomeration 341*.
— — Teilung 482*.
— limandae 548.
— mega 514*, 517.
— Mesnili 546.
— microti 523.
— minasense 544.
— Muktesari 525.
— nanum 532*.
— Nicolleorum 523.
— paddae 546.
— — Blut- und Kulturform 504*.
— Pecaudi 498, 532.
— pecorum 532.
— percae 477*.
— Pestanei 523.
— platessae 548.
— Prowazeki 544.
— rajae 484*, 548*.
— Remaki 547*.
— rhesi 544.
— rhodesiense 496, **541**.
— rotatorium **513***, 516*.
— Scheini 525.
— scyllii 548.
— simiae 485.
— soleae 548.
— soudanense 498, 531.
— Theileri 477*, **523**.
— tincae 548.
— togolense 528.
— tritonis 517.
— Tullochii 544.
— uniforme 533.
— venezuelense 536.
— vespertilionis 523.
— vivax **533***.
— Vickersae 544, 551.
Trypanosomen, Arten und Rassen 488.
Trypanosomen aus Tsetsefliegen und anderen Insekten 542.
— feste Rassen 292.
— Hauptverbreitungsgebiete 493*.
— Infektionsweisen 487.
— multiple Teilungen 483.
— nichtpathogene, aus Rindern 523.
— — aus kleinen Säugetieren 517.
— pathogene 493.
— — des Menschen und der Säugetiere 525.
— und nächste Verwandte, Literatur 643.
— Virulenz 488.
— werdende Arten 490.
Trypanosomenfieber 537, 495.
Trypanosomenkulturen 372.
Trypanosomiasen 495.
Trypanosominae 464, 476, **507**.
Trypanosomosen 495.
Tsetsefliege und Schlafkrankheit 538.
Tsetsefliegen als Ueberträger der Schlafkrankheit 538.
— Literatur 652.
Tsetsen 500.
Tubulina 801.
— fragiformis, Sporangien 802*.
Tubulinidae 801.
Tuscarilla nationalis 776*.
Tuscarorenschicht 766.
Tuscaroridae **777**.

## U.

Ueberernährung 277.
Ueberträger 329.
— der Hämogregarinen 868.
— der Trypanosomen 486.
Uebertragung der Malaria 931, 933.
Uebertragungsweise des Texasfiebers 954.
— der Trypanosomen 500.
Uhrglaskulturen 366.
Umfließung 91.
Umlaufsbahn der Nahrungsvakuole 99.
Undulierende Membran bei Trichomonas 582.
— — der Trypanosomen 478.
Unsterblichkeit der Einzelligen 272.
Unterschiedsempfindlichkeit 136.
Untersuchung der abgetöteten Protozoen 375.
— der lebenden Protozoen 374.
Urceolarinae **1142**.
Urceolus **443**.
— cyclostomus 443*.
Urnahrung im Meere 412.
Urnula 1150, 1153.
Urnulidae **1150**.
Urobarrouxia 849.
Urocentridae **1120**.
Urocentrum 1120.
— turbo 1120.
Uroglenopsis europaea 409, 410*.
Urophagus **627**.
— intestinalis 627*.
— rostratus 624*, **628**.
— — forma angustus 624*.

Urospora 978.
— Centrosomen 183*.
— lagidis 978*, 979*.
— — Gamet 966*.
Urosporidium 1083.
— fuliginosum, Spore 1081*.
Urostyla 1139.
— grandis 1139.
Urzeugung 285.

V.

Vacuolaria 460.
— virescens 459*, 461*.
Vaginicola 1147.
— decumbens 1147.
Vahlkampfia 667.
— bistadialis 23*, 668*, 669*.
— — Kernteilung 167*.
— — Teilung des Kerns 661*.
— punctata 669*.
— soli 670*.
Vakuole, jodophile 1020.
Vakuolen 9.
— der Amöben 661.
— kontraktile 69.
Vakuolenhaut 94.
Vampyrella 717.
— lateritia 718.
— pedata 719.
— sp. 718*.
— spirogyrae 717*, 719*.
— variabilis 719.
— vorax 718.
Vampyrellidae 715.
Variabilität der Protozoen 286.
Variation, Literatur 302.
Variationskurven 286.
Vegetative Formen von Myxomyceten 781*.
Verbreitung, geographische, der Amöben 671.
— der Protozoen 304.
— — durch den Wind 317.
— der Malariafieber des Menschen 934b.
Verbreitungsmittel der Protozoen 346.
Verdauung der Protozoen 98.
— extrathalame 63.
Verdauungscysten bei Vampyrella 716.
Verdauungsenzyme 100, 101, 333.
Verdauungsfermente der Protozoen 100.
Verdauungssaftproduktion 99.
Vererbung, Literatur 302.
— der Parasiten bei Zecken 331.
— pathogener Protozoen 330.
Verjüngungstheorie 273.
Vermehrung der Heliozoen 709.
— bei den Trypanosomen 482.
Vermehrungsrate 185.
Verwandtenkopulation, Verhinderung 220.
Vestibulum 65.
Vielkernigkeit 262.
Virulenz 339.
— der Trypanosomen 488.
Virulenzunterschiede 339.
Vitalfärbung 374, 375.
„Vogelaugen“ 792.
Vogelparasiten 888.
Vogeltrypanosomen 544.
Volutin 108.
Volvocidae 445, 451.
Volvociden, Fortpflanzung 201.
— Gameten 202.
Volvox 455.
— aureus 455.
— Geschlechtsformen 240*.
— globator 456*.
Vorkommen der Parasiten im Wirtsorganismus 326.
— und geographische Verbreitung der Protozoen 304.
Vorticella 1144.
— campanula 1144.
— microstoma 1144.
— monilata 1145*.
— — Pelliculaskulptur 51*.
— nebulifera 1144.
— — Konjugation 208*.
Vorticellen, Loslösung 253.
Vorticellidae 1142.
Vorticelliden, Konjugation 207.
— Strudelapparat 65.
Vorticellinae 1143.

W.

Wabenbau des Protoplasmas 7.
Wagnerella 724.
— borealis 725*.
— Kernknospung 710.
— polyenergider Kern 264*.
Wahlvermögen der Protozoen 88.
Wanderkern 203.
Wanderstadien der Parasiten 328.
Wanzen als Ueberträger 503.
Wärme 122.
Warmwasserbewohner 354.
Warmwasserprotozoen 306.
Wasserzusammensetzung, Einfluß auf Protozoen 349.
Wechselfieber 925.
Weibliche Gameten 215.
Weismanns Theorie der Unsterblichkeit 272.
Werbitzkis blepharoplastlose Trypanosomen 293.
Wiederkäuermagen-Infusorien 1137.
Wimperbewegung 41.
Wimperinfusorien 1107.
Wimpern 37, 40.
Wirte der parasitischen Protozoen 322.
Wirtswechsel 329.
— bei Aggregata 857.
— bei den Hämosporidien 882, 885.
— der Porosporidien 994.
Woodruffs Kulturen 280.
Wurzelfüßler 657.
Wurzelhernie beim Blumenkohl 788*.
— beim weißen Kohl 788*.
Wyssotzkia 419.
— biciliata 419.

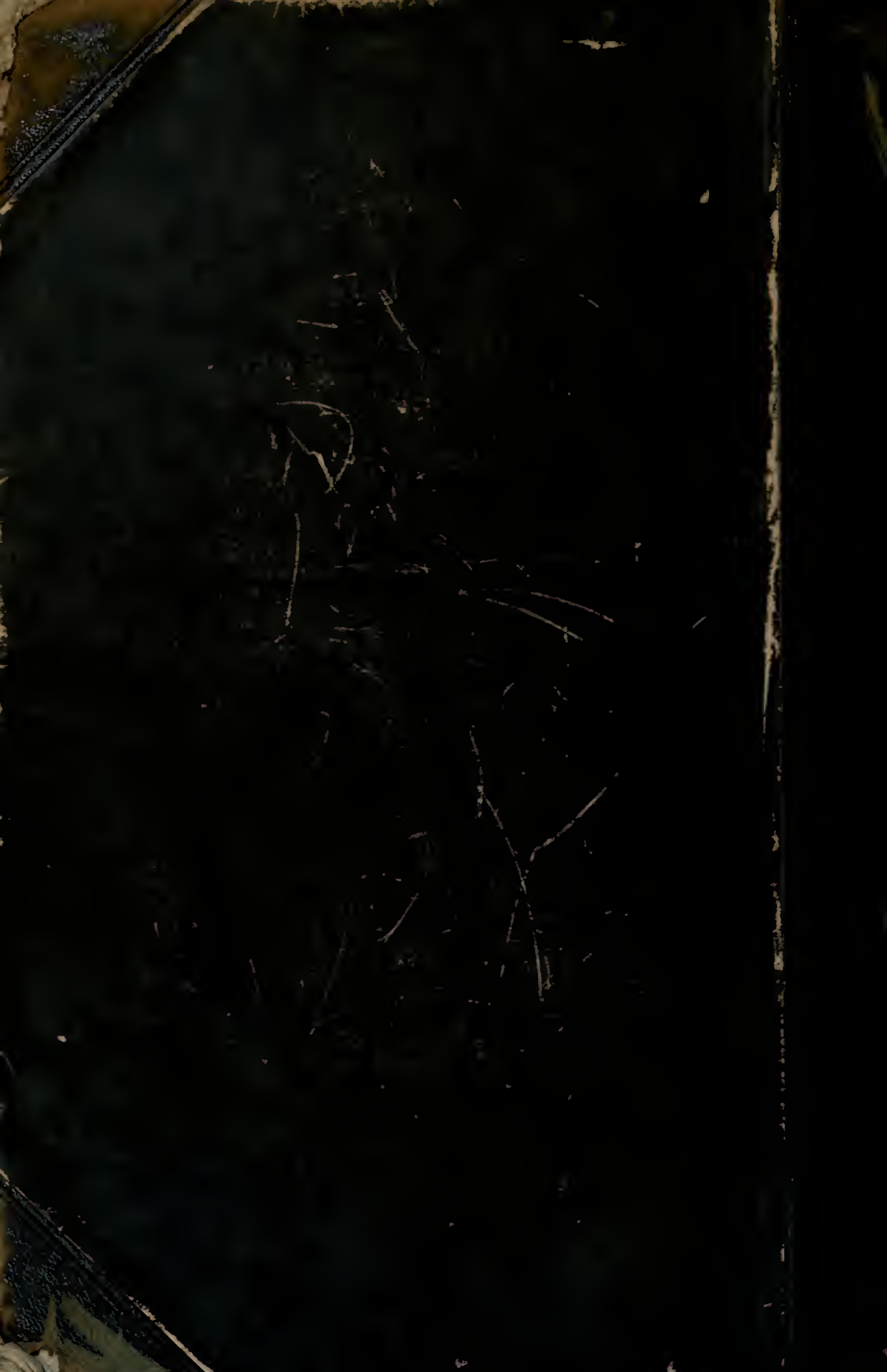
X.

Xanthophyll 80.
Xanthosome 113.
Xenophya 756.
Xenophyophora 756.
Xiphacantha alata 764*.

Z.

Zecken als Ueberträger 502.
— als Ueberträger der Babesien 942, 959.
Zellafter 63, 68.
Zellkern 11.
Zellkerne, Literatur 73.
Zellkernparasiten der Protozoen 344.
Zellmund 63.
Zellparasiten 323, 324.
— Kulturen 372.
Zellparasitismus der Coccidien 815.
— von Plasmodiophora brassicae 793*.
— der Trypanosomen 479.
— von Trypanosominen 506.
Zellstöcke 269.
Zentralkapsel von Aulacantha scolymantha 763*.
— der Radiolarien 758.
Zentralkapselmembran 53.
— der Radiolarien 758.
Zentralkorn 28, 180, 709.
Zentrifugenwirkung als Reiz 133.
Zeugungskreis 241.
— von Coccidium Schubergi 816.
— von Eimeria Schubergi 817*.
— von Lankesteria ascidiae 962*.
Zeugungskreis von Myxobolus 1000.
— von Peneroplis 735.
— — pertusus 735*.
— von Proteosoma, Schema 883*.
— Schema einer Myxobolusart 1001*.
— von Stephanosphaera pluvialis 452*.
— von Tetractinomyxon intermedium 1059*.
— von Trichosphaerium 739*.
— — Sieboldi 738*.
Zirkumfluenz 91.
Zirkumvallation 91.
Zoochlorellen 84.
Zoogloea 318.
Zoomastigina 398, 462.
— Literatur 642.
Zoosporenbildung bei den Radiolarien 761.
Zoosporidae 713.
Zoothamnium 1145.
— arbuscula 1145.
Zooxanthellen 84.
Zschokkella Auerb. 1017.
Züchtung der Babesien 939.
— der Malariaparasiten 934b.
— von Protozoen 364.
— der Trypanosomen 488.
Zustandsänderung bei Flagellaten 238.
Zweifelhafte Cercomonaden 465.
Zweiteilung 144.
Zwischenwirte 325, 330.
— der Trypanosomen 486.
Zygacanthidium pallidum 309*, 772.
Zygostephanus 774.
— Mülleri 774*.
Zygote 189, 228.

## Berichtigung.

Auf Seite 361 ist die 10. Zeile von oben zu streichen und die nächste Zeile mit „V.“ zu bezeichnen.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 4502